

68e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. 7 FEB. 1899 T. VII. N° 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VII. — N° 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes VII et VIII)



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1898-99

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en janvier 1899.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Thieghem

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VI sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VI sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

Prix du volume :

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.
Le tome XXII est publié.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.			(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.		250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.		250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.		250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.		250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.		250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.		300 fr.
Géologie, 22 volumes.			330 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VII



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1898

RECHERCHES

SUR

LA NUTRITION DES VÉGÉTAUX

A L'AIDE DE SUBSTANCES AZOTÉES DE NATURE ORGANIQUE

Par M. L. LUTZ.

INTRODUCTION

Parmi les questions de physiologie végétale qui ont occupé au plus haut point l'attention des savants, celle de la nutrition azotée des différentes plantes, supérieures ou inférieures, tient une place des plus importantes. Nombre d'auteurs ont dirigé leurs recherches vers la question si complexe de l'assimilation de l'azote, mais la plupart des travaux ne visent que les deux ordres de faits suivants :

1° Fixation de l'azote provenant des nitrates ou des sels ammoniacaux ;

2° Fixation directe de l'azote atmosphérique, soit par les plantes, soit par les micro-organismes, soit par le sol.

Je ne m'étendrai pas longuement sur ces travaux, qui s'écartent notablement du cadre que je me suis tracé ; toutefois, plusieurs d'entre eux méritent une mention spéciale.

Boussingault (1) appelle le premier l'attention sur la fixation de l'azote atmosphérique en constatant que, placés sous une cloche et dans du sable calciné, le Trèfle et le Pois végètent vigoureusement, même en l'absence d'azote miné-

(1) Boussingault, *Ann. Ch.* [2], t. LXVII, 1838, p. 5; *id.* [3], t. XLI, p. 5; *id.* [3], XLIII, p. 149. — *Agronomie*, t. I, p. 283.

ral fixé sur le sol ; bien plus, ces plantes accusent une augmentation de la quantité d'azote qu'elles renfermaient.

Au contraire, le Froment, placé dans les mêmes conditions, ne tarde pas à périr, et l'Avoine accuse une légère perte de son azote initial. Cependant, à la suite de nouvelles expériences, Boussingault conclut à la non-absorption de l'azote atmosphérique.

Georges Ville (1) arrive à des résultats contraires, et ses expériences, répétées devant une commission de l'Académie des sciences, le conduisent à formuler cette conclusion que les plantes peuvent fixer l'azote libre de l'atmosphère.

Après avoir été délaissée pendant longtemps, la question de la fixation de l'azote a été reprise récemment, et elle a fourni la matière de nombreux travaux.

Berthelot (2) fait une étude magistrale de la fixation de l'azote par le sol, et il constate que cette fixation n'a lieu que par suite d'une action microbienne.

De son côté, Hellriegel (3) montre que les sources d'azote offertes par l'atmosphère suffisent à produire chez les Légumineuses un développement normal ; c'est, d'après lui, l'azote libre qui entre en jeu, grâce aux tubercules radicaux et à la présence de micro-organismes.

Hellriegel et Vilfarth (4) précisent ensuite ces faits ; ils admettent que cette action repose sur une symbiose des micro-organismes et des Légumineuses, et qu'à chaque Légumineuse doit correspondre un micro-organisme spécial.

Frank (5) croit que l'azote élémentaire de l'air est fixé par les végétaux, mais que ce gain est compensé par un

(1) G. Ville, *Recherches expérimentales sur la végétation*, Paris, 1853. — *C. R.*, t. XXXI, p. 578 ; *ibid.*, t. XXXV, p. 464, 650 ; *ibid.*, t. XXXVIII, p. 705, 723. — *Ann. Ch.* [3], t. XLIX, p. 168.

(2) Berthelot, *Sur la fixation de l'azote atmosphérique sur la terre végétale* (*Ann. Ch.* [6], t. XIII, p. 5. — *Ann. Ch.* [6], t. XIV, p. 473).

(3) Hellriegel, *Landw. Versuchs-st.*, t. XXXIII, p. 464.

(4) Hellriegel et Vilfarth, *Beilagschr. zu der Zeitschr. des Vereins f. d. Rübenzuckerindustrie*, novembre 1888, p. 234.

(5) Frank, *Landw. Jahrb.*, t. XVII, 1888, p. 24. — *Chem. Centralbl.*, 1888, p. 1439.

processus contraire; il annonce, dans le même travail, le rôle fixateur exercé par les Algues vis-à-vis de l'azote atmosphérique.

Berthelot (1) précise les rapports de l'azote libre avec le sol sans culture, et il étend ses expériences à un sol ensemencé avec des Légumineuses; il montre les relations intimes qui existent entre le sol et les plantes au point de vue de la fixation et de la transmission de l'azote. Il montre également le rôle favorable de l'électricité dans la fixation de cet élément.

Ces travaux sont confirmés par Lawes et Gilbert (2) et par Pétermann (3).

D'autre part, les mesures rigoureuses effectuées par Schlœsing fils et Laurent (4) sur les gaz mis en présence des végétaux, donnent également une éclatante confirmation aux travaux de Hellriegel et Vilfarth et de Berthelot.

De leur côté, Nobbe et Hiltner (5), Vuillemin (6), Schlœsing fils et Laurent (7), Prazmowski (8), Tschirch (9), Marshall Ward (10), Frank (11), Beyerinck (12), Laurent (13), Vilfarth (14), étudient tour à tour les nodosités à bactéries des Légumineuses, instituent des expériences d'inoculation

(1) Berthelot, *Ann. Ch.* [6], t. XVI, p. 453. — *Id.* [6], t. XIX, p. 433. — *Id.* [6], t. XXX, p. 448.

(2) Lawes et Gilbert, *Jahresb. f. agrik. Ch.*, t. VIII, p. 25. — *Proceed. Roy. Society*, t. XLVII, 1890, p. 85.

(3) Pétermann, *Mém. Acad. roy. de Belgique*, t. XLVII, 1892, 8°, 37, p. 1.

(4) Schlœsing fils et Laurent, *Ann. Inst. Pasteur*, t. VI, p. 65.

(5) Nobbe et Hiltner, *Landw. Versuchs-st.*, t. XLV, p. 155.

(6) Vuillemin, *Ann. Sc. agr.*, 1881, t. I, p. 121.

(7) Schlœsing fils et Laurent, *Ann. Inst. Pasteur*, t. VI, p. 65.

(8) Prazmowski, *Ann. agr.*, t. XV, p. 137; t. XVI, p. 44. — *Landw. Versuchs-st.*, t. XXXVII, p. 161.

(9) Tschirch, *Fortschritte d. Agrik. Physik*, t. X, p. 230. — *Berichte bot. Gesell.*, t. V, p. 58.

(10) Marshall Ward, *Ann. agr.*, t. XV, p. 137; *id.*, t. XVI, p. 331.

(11) Frank, *Berichte bot. Gesell.*, t. VI, 1839, p. 322. — *Landw. Jahrb.*, t. XIX, p. 523.

(12) Beyerinck, *Jahrb. Agrikult.*, t. XI, p. 119. — *Fortschritte d. Agrik. Physik*, t. XII, p. 105. — *Ann. agr.*, t. XV, p. 90.

(13) Laurent, *Ann. Inst. Pasteur*, t. V, 1891, p. 105.

(14) Vilfarth, *Bot. Centralbl.*, t. XXII, p. 181.

et cherchent à établir les rapports qui existent entre les bactéroïdes et la plante support.

Enfin Winogradski (1) isole un microbe fixateur de l'azote sur le sol. Ce micro-organisme est un *Clostridium* auquel il donne le nom de *C. Pasteurianum*, et qu'il montre être un ferment butyrique. On a découvert depuis que le *Bacillus megatherium* était susceptible de jouer le même rôle fixateur d'azote.

La résultante de ces divers mémoires est donc ce fait, actuellement hors de doute, que l'azote libre peut être directement fixé par certaines plantes, particulièrement par les Légumineuses, mais seulement avec le concours d'une action microbienne. Il en découle également que les micro-organismes peuvent être les agents de la fixation de l'azote atmosphérique sur le sol lui-même.

La constatation de ces divers faits présente une importance capitale, car elle rend compte des précautions à observer pour faire une culture de plantes en vue d'y étudier l'assimilation de l'azote, si l'on veut se mettre complètement à l'abri des causes d'erreur extérieures.

D'autre part, les travaux de Bréal (2), Frank (3), Schlœsing fils et Laurent (4), Kossowitch (5), Koch et Kossowitch (6), Bouilhac (7), etc., montrent que les Algues peuvent aussi opérer une fixation d'azote, mais seulement lorsqu'elles vivent en symbiose avec certaines bactéries du sol.

Il y a donc là encore un écueil à éviter dans les cultures.

— Quant à l'étude de la nutrition des végétaux à l'aide de matériaux azotés puisés dans le sol, le nombre des mémoires

(1) Winogradski, *C. R.*, t. CXVI, p. 1385. — *Id.*, t. CXVIII, p. 355. — *Arch. Soc. biol. Saint-Pétersbourg*, t. III, 1895, n° 4.

(2) Bréal, *Observations sur les Algues d'eau douce* (*Ann. agr.*, 1886, 12, p. 317).

(3) Frank, *Jahresb. f. Agrik. Ch.*, t. XII, p. 49.

(4) Schlœsing fils et Laurent, *Ann. Inst. Pasteur*, t. VI, p. 824.

(5) Kossowitch, *Bot. Zeit.*, 1892, 43, 47. — *Untersuch. über die Frage ob die Algen freien Stickstoff fixiren* (*Bot. Zeit.*, 1894, p. 97).

(6) Koch et Kossowitch, *Bot. Zeit.*, 1893, n° 21, p. 321.

(7) Bouilhac, *C. R.*, 1897, t. CXXV, p. 880.

est très important, mais la plupart ne s'occupent que de l'azote minéral.

La nutrition à l'aide des substances organiques n'a donné lieu qu'à un petit nombre de travaux parmi lesquels il convient de signaler les suivants :

Georges Ville (1) remarque que les végétaux peuvent assimiler les chlorhydrates de méthylamine et d'éthylamine qui, à quantité égale d'azote, produiraient autant d'effet sur la végétation que le chlorhydrate d'ammoniaque. Mais les expériences de Ville ont été effectuées à une époque où l'industrie n'avait pas réussi à préparer à l'état de pureté absolue les produits qu'il employait, et, d'autre part, on ne connaissait que d'une manière fort imparfaite le rôle des micro-organismes, contre lesquels il n'a pris aucune précaution. Ces expériences ne présentent donc pas la rigueur scientifique nécessaire.

Pasteur (2), de son côté, aurait aussi observé la possibilité de nourrir les Mucédinées à l'aide de l'éthylamine.

Frank (3), s'occupe de la nutrition à l'aide de l'urée, de l'acide urique, de l'acide hippurique, du glycocolle, de la créatine, de la leucine, de la tyrosine, de la guanine, de l'asparagine et de certains alcaloïdes. Il constate en particulier que ces dernières substances ne sont pas assimilables.

Raulin (4), étudiant la végétation de l'*Aspergillus niger* dans des milieux artificiels contenant des dérivés de l'aniline, constate que les sels d'aniline et de rosaniline ne permettent pas le développement de cette Mucédinée. Rapprochant ces résultats de ceux obtenus par G. Ville et Pasteur, il se demande si ce fait n'est pas lié à ce que les corps qu'il étudie appartiennent à la série aromatique.

(1) G. Ville, *Définir par la végétation l'état moléculaire des corps* (*C. R.*, t. LVII, p. 464).

(2) Pasteur, cité par Raulin, *C. R.*, 20-27 août 1888.

(3) Frank, *La statistique de l'azote en agriculture* (*Landw. Jahrb.*, 1888, p. 421. — Trad. complète dans *Ann. Sc. agr.*, 1888, 2e sem., p. 24).

(4) Raulin, *Observation sur l'action des micro-organismes sur les matières colorantes* (*C. R.*, 20-27 août 1888).

L'atropine, considérée comme substance susceptible d'être employée pour la nutrition des végétaux, est un des alcaloïdes qui ont donné lieu au plus grand nombre de recherches.

Déjà, en 1834, Göppert (1) admet que l'atropine n'exerce sur les plantes aucune action, ni bonne ni funeste.

Maracci (2) constate que l'atropine est plutôt nuisible pour les plantes qui végètent à son contact.

De Varigny (3) fait des expériences comparatives sur des germinations effectuées soit dans la terre, soit dans des solutions diverses de sulfate d'atropine ou dans l'eau. Ces recherches, qu'il ne fait malheureusement suivre d'aucun dosage, l'amènent à penser que l'atropine n'est pas favorable à la germination et qu'elle ne joue pas dans le développement de la jeune plante le rôle d'engrais qui lui était accordé.

A un point de vue plus général, on peut citer les observations de Réveil (4), qui avait remarqué qu'en arrosant les plantes avec les solutions salines de leurs propres alcaloïdes on n'arrivait qu'à les faire mourir.

D'autre part, les expériences de Cornevin (5) et de Heckel (6) sur la germination des graines de plantes à alcaloïdes, constatent, dans certains cas, la disparition de ces substances; elles tendraient donc à prouver que ces corps ne sont pas de simples produits d'excrétion et qu'ils peuvent parfois être considérés comme des réserves nutritives azotées pour la jeune plante.

Plus récemment, Bokorny (7) étudie la nutrition orga-

(1) Göppert, *Froriep's Notizen*, 1834.

(2) Maracci, *L'azione degli Alcaloïdi nel regno vegetale et animale*, 1887.

(3) De Varigny, *L'atropine est-elle un engrais végétal?* (*Rev. gén. de Bot.*, t. IV, 1892).

(4) Réveil, *De l'action des poisons sur les plantes*. Lyon, 1865.

(5) Cornevin, *Des plantes vénéneuses et des empoisonnements qu'elles déterminent*, 1887.

(6) Heckel, *C. R.*, 1890.

(7) Bokorny, *Ueber die organische Ernährung grüner Pflanzen und ihre Bedeutung in der Natur* (*Biol. Centralbl.*, t. XVII, 1897, p. 1).

nique des végétaux, surtout à l'aide des hydrates de carbone, des alcools, des acides ; il se sert des Algues comme plantes d'étude, et ne rentre dans le sujet des alcalis organiques qu'avec le sulfate de triméthylamine. Il voit des *Spirogyra* se développer dans un liquide nutritif renfermant ce composé.

Schimper (1) et Emmerling (2) s'occupent aussi des substances organiques, mais en tant que substances formées dans les tissus de la plante aux dépens de l'acide nitrique du sol, et servant de termes de migration de l'azote dans ces tissus.

Demoussy (3) effleure également cette question en étudiant la nitrification des ammoniaques composées ; il admet que cette transformation ne se produit que lorsque l'oxygène, sous l'influence des ferments du sol, a brûlé tout le carbone de ces composés et les a amenés à l'état d'ammoniaque. Cette métamorphose est d'autant plus lente que la base organique est plus complexe et renferme plus de carbone.

A part ces quelques observations, on s'accordait, jusqu'à ces dernières années, à admettre que, pour que l'assimilation des substances organiques eût lieu, il fallait que ces substances subissent au préalable une série de fermentations ayant pour effet de les transformer d'abord en sels ammoniacaux (fermentation ammoniacale), lesquels étaient à leur tour transformés par le ferment nitrique en nitrates directement assimilables.

Mais, plus récemment, Müntz (4), reconnut que les sels ammoniacaux pouvaient être directement assimilés par la plante sans avoir besoin de subir une nitrification préalable.

Tel était l'état de la question lorsque je résolus de re-

(1) Schimper, *Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze* (*Flora*, t. LXXIII, Heft III, p. 207).

(2) Emmerling, *Beiträge zur Kenntniss der chem. Vorgänge in der Pflanze* (*Landw. Versuchs-st.*, 1884).

(3) Demoussy, *Nitrification des ammoniaques composées* (*C. R.*, 17 janvier 1898).

(4) Müntz, *Sur le rôle de l'ammoniaque dans la nutrition des végétaux* (*C. R.*, t. CIX, p. 646).

chercher si les composés organiques formant la classe des amines et des ammoniums composés, et celle des alcaloïdes étaient susceptibles d'être assimilés par les plantes, et si leur assimilation pouvait avoir lieu directement, sans fermentation préalable, ainsi que M. Müntz l'avait constaté pour les sels ammoniacaux.

Qu'il me soit cependant permis, avant d'entrer dans l'exposé de ces recherches, d'exprimer mes plus vifs remerciements à mon maître, M. le professeur Guignard, pour les bienveillants conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer dans le cours de cette étude.

Je remercierai également d'une manière toute particulière M. André, professeur à l'Institut agronomique, qui a bien voulu me faire profiter de sa haute compétence dans ces questions et mettre à ma disposition de nombreux renseignements bibliographiques.

Les expériences qui suivent ont porté sur les Phanérogames, les Algues et les Champignons. Elles ont été faites et poursuivies au Laboratoire de botanique de l'École de pharmacie de Paris.

CHAPITRE PREMIER

NUTRITION DES PHANÉROGAMES.

Expériences préliminaires.

Dans ces expériences préliminaires, je me suis proposé de chercher si, dans les conditions ordinaires de culture, les plantes étaient susceptibles de puiser leur azote dans des substances organiques appartenant au groupe des amines, puis de rechercher si ces substances avaient subi une transformation précédant leur absorption.

Je me réservais, au cas où ces premières expériences me donneraient des résultats positifs, d'instituer des expériences définitives, en prenant des précautions spéciales destinées

à éliminer toute action microbienne, soit fixatrice d'azote, soit productrice de fermentations.

Expérience I. — Cette première expérience a été exécutée à l'aide de semences de *Cucurbita maxima*, mises à germer dans un sol contenant de l'azote à l'état de chlorhydrate de triméthylamine. Ce dernier m'a été offert gracieusement par mon excellent ami Delépine, à l'état chimiquement pur et bien exempt d'ammoniaque et des autres méthylamines.

On sait, depuis les travaux de Delépine (1), que l'emploi de l'aldéhyde formique constitue un moyen aussi élégant que rapide et précis d'arriver à ce résultat.

Les semences de *Cucurbita* ont été triées et échantillonnées soigneusement, puis divisées en deux lots, l'un réservé pour l'analyse, l'autre pour la culture.

Les graines de ce dernier lot ont été plantées dans du sable siliceux, lavé et calciné au moment de l'expérience, et contenu dans un pot également calciné. Le sable a été humecté avec le liquide suivant, modification de l'engrais complet proposé par M. le professeur Gérard (de Lyon) :

Biphosphate d'ammoniaque..	2 gr.	Sulfate de manganèse........	0,10
Chlorure de potassium........	0,25	Chlorhydrate de triméthylamine....................	3 g.
Sulfate de chaux............	0,50	Eau distillée (exempte d'ammoniaque)..................	1000
— de fer................	0,50		
— de magnésie........	0,50		

L'autre lot a été séché à l'étuve, puis pesé et analysé.

Le *poids moyen d'une graine* a été trouvé de 137 milligrammes.

Dosage de l'azote total contenu dans une graine avant la germination. — Ce dosage a été effectué par la méthode de Dumas.

Plusieurs graines, séchées à l'étuve, puis pulvérisées soi-

(1) Delépine, *Sur une nouvelle méthode de séparation des méthylamines* (*Bull. Soc. ch. de Paris*, 3e série, t. XV, p. 701, 1896).

gneusement, ont été analysées après séjour à l'exsiccateur.

Poids de substance prélevé............ 170^{mgr}
Volume d'azote recueilli............... $11^{cc},0$
T = $21^{o},5$.
Pr. atm. = 765^{mm}.

Le poids d'azote total contenu dans une graine est par suite :

$$P = 10^{mgr},3.$$

Le lot de graines, plantées dans le sable le 23 mai 1896, a commencé à germer le 3 juin. L'humidité a été entretenue à l'aide de la solution nutritive ci-dessus.

Le 2 juillet, il est prélevé un échantillon moyen des plantes qui sont séchées à l'étuve, puis analysées.

A. Poids moyen d'une plante sèche, 350 milligrammes.

Gain par rapport au poids sec initial de la graine 0,350 — 0,137 = 213 milligrammes.

B. *Dosage de l'azote total contenu dans une plante.* — Le lot de plantes prélevé, analysé par la méthode de Dumas, a donné les résultats suivants :

Poids de substance prélevé............. 172^{mgr}
Volume d'azote recueilli............... $8^{cc},0$
T = 23°.
Pr. atm. = 765^{mm}.

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 18^{mgr},9.$$

Soit, par rapport à la graine, un *gain* d'azote total de

$$18,9 - 10,3 = 8^{mgr},6.$$

La plante avait donc emprunté au substratum une certaine quantité d'azote qui, selon toutes probabilités, devait provenir du sel de triméthylamine.

Il s'agissait alors de savoir si ce gain d'azote était réellement dû à de l'azote assimilé ou bien s'il n'était dû qu'à des matériaux azotés simplement interposés mécaniquement dans les tissus.

Pour résoudre cette question, j'ai disposé un poids

déterminé de poudre de plantes sur un entonnoir taré dont la douille était garnie de coton de verre. La poudre a été épuisée par l'eau bouillante, puis l'entonnoir a été essoré à la trompe, séché à l'étuve et finalement pesé.

Poids de l'entonnoir et du coton de verre......	11gr,000
— de la poudre mise en expérience........	0gr,310
— total de la poudre et de l'entonnoir......	11gr,310
— de la poudre et de l'entonnoir après lavage et dessiccation..................	11gr,176
Perte..................	0gr,134

Le résidu de poudre resté sur l'entonnoir, soit 176 milligrammes, a été analysé par la méthode de Dumas.

Poids de substance prélevé............	0gr,083
Volume d'azote recueilli...............	4cc,5
T = 23°.	
Pr. atm. = 775mm.	

Le poids d'azote contenu dans les 176 milligrammes de poudre analysée était donc :

$$P = 11^{mgr},15.$$

Ceci revient à dire que le poids primitif de poudre non épuisée par l'eau, soit 310 milligrammes, contenait précisément ce poids (11mgr,15) d'azote à l'état insoluble.

Par suite, une plante pesant 350 milligrammes contient :

$$P = \frac{11,15 \times 350}{310} = 12^{mgr},6$$

d'azote à l'état de combinaison insoluble.

Ce poids excède encore de

$$12,6 - 10,3 = 2^{mgr},3$$

le poids de l'azote total d'une graine. Il y a donc bien eu gain d'azote assimilé.

Expérience II. — Cette première expérience ayant donné des résultats positifs en ce qui concerne l'absorption de la triméthylamine par les plantes et leur faculté d'y végéter, j'ai entrepris une seconde expérience dans le but de préciser cette absorption et d'élucider la forme sous laquelle la triméthylamine était assimilée.

Le problème multiple à résoudre était celui-ci :

1° La plante gagne-t-elle de l'azote?

2° S'il y a gain d'azote, la quantité de cet élément fixée à l'état de combinaison azotée organique par la plante est-elle simplement due à une interposition mécanique de la triméthylamine dans les tissus, autrement dit y a-t-il dans les tissus de la plante une quantité de triméthylamine moindre que celle nécessaire pour représenter la totalité du gain d'azote?

3° Y a-t-il eu nitrification du sel de triméthylamine dans le sol avant son absorption?

4° Y a-t-il eu formation préalable de nitrates dans les tissus mêmes de la plante aux dépens du sel organique, autrement dit la plante est-elle capable, *par ses propres moyens*, de transformer l'azote aminé en azote nitrique?

5° Les sels employés ont-il subi une fermentation ammoniacale dans le sol, et par suite ont-ils été transformés en sels ammoniacaux avant leur absorption par la plante?

Pour étudier ces questions diverses, j'ai repris un certain nombre de graines de *Cucurbita maxima*, provenant du même lot que celles employées dans le premier essai, et je les ai mises en expérience de la manière suivante :

Un premier lot a été planté dans du sable siliceux lavé, puis calciné au rouge au moment de l'expérience et contenu dans un pot également calciné au rouge, puis refroidi à l'abri de l'air.

Le sable est additionné d'un engrais composé d'après les formules suivantes :

a. *Solution mère ne contenant pas d'azote* (1) :

Biphosphate de potasse.......	8	Sulfate de magnésie......	2
Chlorure de potassium........	1	— de manganèse....	0,40
Sulfate de chaux..............	2	Eau distillée privée d'ammoniaque.............	400
— de fer................	2		

(1) Cette formule diffère de celle de M. Gérard par l'absence d'azote et par sa plus grande concentration.

b. *Engrais employé :*

Solution mère ci-dessus..................	25^{cc}
Chlorhydrate de triméthylamine.........	$0^{gr},25$

Le pot est placé sur une table, près d'une fenêtre, à la température ordinaire, et l'humidité est entretenue à l'aide d'eau distillée bien exempte d'ammoniaque.

Un deuxième lot a été traité de la façon suivante, afin d'éviter l'action des ferments nitriques ou ammoniacaux au cas où ils auraient pu être apportés par l'atmosphère ou même par les graines.

Les graines, lavées soigneusement à l'eau distillée, ont été immergées pendant cinq minutes dans une solution aqueuse de sublimé à $\frac{1}{2000}$, puis plantées tout humides dans du sable calciné avec les précautions indiquées plus haut. Ce sable était renfermé dans un cristallisoir de verre, préalablement lavé au sublimé, et le tout placé dans une étuve neuve, passée entièrement au sublimé à l'intérieur. Cette étuve est maintenue à la température ordinaire. Date de l'ensemencement : 22 juillet 1896.

La germination, dans les deux cas, s'est effectuée dans de très bonnes conditions, et, le 6 août, chacun des pots a reçu par voie d'arrosage $0^{gr},10$ de chlorhydrate de triméthylamine.

Le 18 août, deux plantes de chaque pot sont prélevées, séchées à l'étuve, pesées et analysées.

a. *Plantes ayant poussé à l'air libre sans traitement préalable par le sublimé :*

Poids des deux plantes sèches, $0^{gr},317$

Soit pour l'une $\frac{0,317}{2} = 158^{mgr},5$.

Ce qui représente sur le poids sec de la graine un *gain* de :

$$158,5 - 137 = 21^{mgr},5$$

Dosage de l'azote total (méthode de Dumas) :

Poids de substance prélevé........... 133^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............. $9^{cc},0$
T = 22°.
Pr. atm. = 775^{mm}.

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc de :

$$P = 12^{mgr},15.$$

Soit, par rapport à l'azote initial de la graine, un *gain* de :

$$12,5 - 10,3 = 1^{mgr},85.$$

b. *Plantes ayant poussé dans l'étuve et après traitement au sublimé :*

Poids des deux plantes sèches.... $0^{gr},485$
Soit pour l'une $\frac{485}{2} = 242^{mgr},5$.

Gain par rapport au poids sec de la graine :

$$242,5 - 137 = 105^{mgr},5.$$

Dosage de l'azote total (méthode de Dumas) :

Poids de substance prélevé....... 172^{mgr}
Volume d'azote recueilli......... $13^{cc},1$
T = 22°.
Pr. atm. = 755^{mm}.

Le poids d'azote contenu dans une plante est, par suite :

$$P = 20^{mgr},7.$$

Soit, par rapport à l'azote initial de la graine, un gain de :

$$20,7 - 10,3 = 10^{mgr},4.$$

Les plantes contenaient-elles dans leurs tissus de l'azote nitrique? — Pour résoudre cette question, j'ai prélevé un échantillon de la poudre des plantes de chacun des lots. Cet échantillon a été épuisé par l'eau bouillante, et le tout jeté sur un filtre Berzélius lavé longuement à l'eau distillée et essoré à la trompe.

Le liquide filtré est ensuite essayé par la méthode de

Schlœsing pour le dosage de l'azote nitrique à l'état de bioxyde d'azote. Les poids essayés ont été de :

140 milligrammes pour le lot ayant poussé à l'air libre ;

302 milligrammes pour le lot ayant poussé dans l'étuve.

Il a été recueilli, dans les deux cas, 30 c.c. de colature qui ont été analysés.

Dans aucun des deux cas il ne s'est dégagé la moindre trace de bioxyde d'azote. Il n'y avait donc dans les plantes aucune trace d'azote nitrique.

Y a-t-il eu nitrification de la triméthylamine dans le sol préalablement à son absorption par les plantes ?

Pour faire cette recherche, j'ai prélevé des échantillons copieux des sols et je les ai épuisés par lixiviation au moyen d'eau distillée. Les liqueurs ont été ensuite essayées par la méthode de Schlœsing. Il ne s'est pas dégagé la moindre trace de bioxyde d'azote. Il n'y avait donc pas eu de nitrification dans le sol.

L'azote gagné par les plantes était-il dû à de la triméthylamine introduite par osmose dans les tissus sans y avoir subi de modifications, ou bien était-il partiellement ou totalement à l'état de combinaison d'une nature différente?

Expérience I. — Cette expérience a été effectuée sur le lot de plantes ayant poussé à l'étuve, le 20 août 1896.

Je me suis fondé sur ce fait que les sels de méthylamines et d'éthylamines (les premiers termes de la série), traités par la potasse, laissent dégager leur azote à l'état d'ammoniaque absolument comme les sels ammoniacaux.

L'opération a donc été faite de la manière suivante :

Dans un ballon muni d'un court réfrigérant à reflux, afin d'éviter l'entraînement mécanique de potasse par la vapeur d'eau, j'ai introduit un poids déterminé de plantes fraîches broyées avec de l'eau distillée, et de la potasse caustique ; le mélange est porté à l'ébullition et les gaz recueillis dans une solution titrée d'acide sulfurique.

Lorsque tout le gaz ammoniac a fini de se dégager, un nouveau titrage de l'acide sulfurique permet de connaître la

quantité d'ammoniaque qui s'est dégagée, et, par suite, la quantité de triméthylamine contenue dans les plantes.

Expérience. — Trois plantes fraîches pesant $7^{gr},320$ sont distillées en présence de potasse. Les gaz sont recueillis dans 10 c.c. d'une solution normale d'acide sulfurique contenant 45 grammes d'acide monohydraté par litre.

Le titrage final sera fait à l'aide d'une solution de potasse telle que 10 c.c. d'acide sulfurique normal (à 49 grammes par litre) exigent, pour être saturés, 277 div. d'une burette (en 1/10 de c.c.) de solution de potasse.

Après dégagement total de l'ammoniaque, la solution sulfurique a été additionnée d'une goutte de phtaléine du phénol et titrée de nouveau à l'aide de la solution de potasse.

Il a fallu 275 div. de la burette pour obtenir la saturation.
Comme 277 div. correspondent à 10 c.c. d'acide normal,

275 div. correspondent à $\frac{10 \times 275}{277}$ centimètres cubes.

Et comme 10 c.c. d'acide normal contiennent $0^{gr},49$ d'acide monohydraté, $\frac{10 \times 275}{277}$ centimètres cubes en contiennent $\frac{0,49 \times 10 \times 275}{277} = 0^{gr},4864$.

Il y a donc eu

$$0,49 - 0,4864 = 0^{gr},003^{mgr},6$$

d'acide sulfurique saturé par l'ammoniaque.

Le poids d'ammoniaque correspondant est de

$$\frac{3,6 \times 17}{49} = 1^{mgr},25.$$

Il renferme

$$\frac{1,25 \times 14}{17} = 1^{mgr},03 \text{ d'azote.}$$

Une plante du poids moyen de $\frac{7,320}{3} = 2^{gr},44$ contient donc $\frac{1,03}{3} = 0^{mgr},343$ d'azote à l'état de triméthylamine.

Par suite, une plante pesant $3^{gr},11$ (poids moyen d'une des plantes analysées pour l'azote total) en contiendrait :

$$\frac{0,343 \times 3,11}{2,44} = 0^{mgr},44.$$

Il y a donc eu un *gain réel d'azote assimilé* de :

$$10,4 - 0,437 = 9^{mgr},963.$$

Expérience II. — Ne pouvant faire cette recherche sur l'autre lot que quelques jours plus tard, j'ai ajouté, le 20 août 1896, à ce pot, par voie d'arrosage, $0^{gr},15$ de chlorhydrate de triméthylamine et 25 c.c. de la solution mère sans azote signalée plus haut.

Le 30 août, j'ai refait les mêmes essais que précédemment, mais, pour rendre les résultats comparables, j'ai procédé à un nouveau dosage de l'azote total.

Dosage de l'azote total (méthode de Dumas) :

Deux plantes fraîches, pesant $4^{gr},15$, soit $2^{gr},075$ l'une, ont donné un poids sec de 375 milligrammes, soit, pour une plante, $187^{mgr},5$.

Il y a donc eu un gain de substance de

$$187^{mgr},5 - 135 = 40^{mgr},5.$$

Poids de substance prélevé...........	150^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$9^{cc},0$
$T = 15°$.	
Pr. atm. $= 769^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc de :

$$P = 13^{mgr},225.$$

Soit un gain, par rapport à l'azote initial de la graine, de :

$$13,225 - 10,3 = 2^{mgr},925.$$

Dosage de l'azote à l'état de triméthylamine. — Cet essai n'a pu porter que sur une seule plante pesant $1^{gr},160$.

La solution de potasse employée est telle que 276 div. de la burette saturent exactement 10 c.c. d'acide sulfurique normal à 49 grammes par litre.

La plante a été traitée par la potasse, comme il est dit plus haut, et les gaz recueillis dans 10 c.c. d'acide sulfurique normal.

Au titrage final, il a fallu, pour saturer les 10 c. c. d'acide, 276 div. (un peu faible) de la burette. Il n'y a donc, dans les

plantes du deuxième lot, que des traces d'azote à l'état de triméthylamine.

S'était-il produit dans le sol une fermentation ammoniacale dont l'effet aurait été la transformation en sel ammoniacal du sel de triméthylamine employé ?

Le seul procédé applicable, pour la recherche des sels ammoniacaux en présence d'amines ou de sels d'amines, consiste dans l'emploi du réactif de Nessler. Cet essai, quoique qualitatif, n'en est pas moins d'une grande précision, étant donnée la sensibilité du réactif qui, en présence de traces d'ammoniaque ou de sels ammoniacaux, donne un précipité rouge-brique, tandis qu'avec les amines il ne donne pas de précipité (termes inférieurs de la série), ou bien donne un précipité blanc ou jaune (termes supérieurs).

L'expérience consistait donc à lixivier le sol avec de l'eau distillée bien exempte d'ammoniaque, et à essayer, par le réactif de Nessler, le produit de la lixiviation.

Dans ces conditions, il ne s'est produit aucun précipité par le réactif de Nessler. Le sol, et par suite le sel de triméthylamine, n'avait donc pas subi de fermentation ammoniacale antérieurement à son absorption par la plante.

En résumé, ces expériences préliminaires ont montré que des plantes, placées dans un milieu nutritif azoté à base de triméthylamine, étaient susceptibles d'assimiler de l'azote.

Cette assimilation avait eu lieu sans que l'on puisse déceler ultérieurement, soit dans le sol, soit dans la plante, de produits résultant d'une fermentation nitrique ou ammoniacale.

Il restait à préciser les conditions de cette assimilation en se mettant à l'abri des causes d'erreurs provenant d'agents extérieurs, et à étendre ces expériences à toute la série des amines, des ammoniums composés et des alcaloïdes. Ces recherches font l'objet de la seconde partie de ce chapitre.

Expériences définitives.

Avant d'entreprendre les expériences définitives, j'ai com-

mencé par faire choix des plantes à l'aide desquelles seraient effectuées ces recherches.

Il était en effet nécessaire de prendre des plantes qui ne fussent pas des Légumineuses, puisque ces plantes fixent l'azote atmosphérique; il fallait, en outre, que les graines fussent assez grosses pour que l'échantillonnage se fît facilement avec exactitude ; enfin que leur croissance fût rapide, afin de diminuer les chances de contamination du sol.

Je me suis arrêté aux plantes suivantes :

Cucurbita maxima, *Zea Maïs*, *Cucumis prophetarum*, *Helianthus annuus*, *Ipomæa purpurea*, *Cnicus benedictus*, *Cucumis Melo*.

Les graines ont tout d'abord été soumises à l'analyse.

A cet effet, il a été choisi dix graines de chaque espèce, *prises aussi moyennes que possible dans un lot de graines fournies uniquement par la même plante*. De la sorte, les graines qui seront plantées ensuite présenteront aussi exactement que possible la même composition que le type analysé.

J'ai déterminé le poids sec moyen d'une graine et sa teneur en azote total. Tous les dosages d'azote ont été effectués par la méthode de Dumas. Je n'entrerai pas dans le détail des analyses et mentionnerai seulement les résultats.

Analyse des graines.

I. — *Cucurbita maxima.*

Poids moyen sec d'une graine........	137^{mgr}
Azote total contenu dans une graine..	10^{mgr},3

II. — *Zea Maïs.*

La variété de Maïs utilisée pour ces recherches est celle que l'on désigne en agriculture sous le nom de *Maïs blanc*.

Poids sec d'une graine.............	134^{mgr},5
Azote total d'une graine............	4^{mgr},53

III. — *Cucumis prophetarum.*

Poids sec d'une graine.............	153^{mgr},2
Azote total d'une graine............	11^{mgr},47

IV. — *Helianthus annuus.*

Poids sec d'une graine.............	63mgr,8
Azote total d'une graine............	3mgr,10

V. — *Ipomæa purpurea.*

Poids sec d'une graine.............	26mgr
Azote total d'une graine............	1mgr,26

VI. — *Cnicus benedictus.*

Poids sec d'une graine.............	21mgr,8
Azote total d'une graine............	1mgr,10

VII. — *Cucumis Melo.*

Poids sec d'une graine.............	47mgr
Azote total d'une graine............	3mgr,03

Appareil et modes de culture.

Ceci posé, il fallait instituer les expériences de telle sorte que l'on fût à l'abri de toutes les causes d'erreurs extérieures provenant de l'apport, soit par les poussières atmosphériques, soit par l'eau d'arrosage, de matériaux azotés ou de ferments susceptibles de fixer sur le sol l'azote atmosphérique.

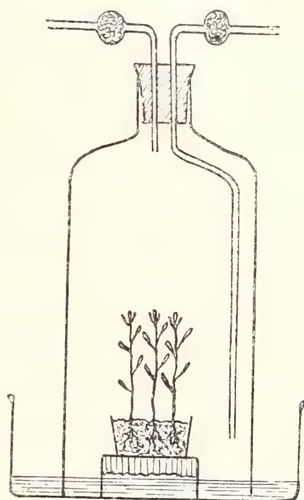
Pour atteindre ce but, je me suis servi de l'appareil suivant :

Un cristallisoir de grandes dimensions renferme une certaine quantité d'une solution aqueuse de sublimé à $\frac{1}{2000}$.

Dans la solution plonge la partie inférieure d'une cloche à douille de forme haute, portant à la partie supérieure un bouchon en caoutchouc qui donne passage à deux tubes dont l'un plonge jusqu'à la partie inférieure, l'autre jusqu'à la partie supérieure. Les deux tubes présentent un renflement garni de coton au sublimé.

Les parois intérieures de la cloche, le bouchon, les tubes de verre, tant à l'extérieur qu'à leur intérieur, ont été passés soigneusement au sublimé à $\frac{1}{300}$; la cloche a été renversée tout humide sur le cristallisoir. Le coton des tubulures a été également imprégné de cette solution de sublimé à $\frac{1}{300}$.

Dans l'intérieur de la cloche est disposé un cristallisoir paraffiné émergeant de la solution de sublimé. La paraffine a pour but de s'opposer au grimpage de la solution qui pourrait à la longue exercer une action nuisible sur les plantes. Néanmoins, le cristallisoir a été passé au sublimé à $\frac{1}{300}$ avant d'être introduit humide sous la cloche.



Sur ce cristallisoir sera disposée la culture dont la préparation est l'objet de précautions particulières.

Le pot est en terre et de forme basse (terrine). Il a été chauffé au rouge et refroidi sous une cloche dont l'extrémité inférieure repose dans une solution de sublimé, et qui a été elle-même passée au sublimé. De la sorte, la contamination du pot, par les poussières atmosphériques est évitée pendant le refroidissement.

Dans le pot se trouve du sable siliceux lavé, puis calciné au rouge dans le pot même, avec lequel il a été refroidi sous la cloche.

Le pot contenant le sable n'est retiré de la cloche à refroidir que dans une serre dont l'atmosphère est saturée d'humidité, et, par suite, ne contient pas de poussières en suspension. Cette opération ne s'effectue qu'au moment précis où sera faite la plantation.

L'opérateur, après s'être lavé soigneusement et longuement les mains dans du sublimé à $\frac{1}{300}$, dispose rapidement dans le sable les graines à expérimenter. Ces graines ont, auparavant, séjourné pendant cinq minutes *au moins* (1) dans

(1) Pour la plupart des graines, la durée de l'immersion a pu être prolongée pendant dix minutes sans trop d'inconvénients pour la germination.

une solution aqueuse de sublimé à $\frac{1}{2000}$, et elles sont plantées humides encore de cette solution.

On ajoute alors la solution nutritive spéciale à chaque culture qui a été préalablement stérilisée à l'autoclave à 120°, et la quantité nécessaire d'eau distillée rigoureusement exempte d'ammoniaque et stérilisée également à 120°.

L'opérateur doit avoir soin de tenir ses mains constamment imbibées de sublimé, opérer aussi rapidement que possible, et ne pas oublier de flamber l'extrémité des fioles renfermant les liquides d'arrosage avant de les déboucher.

Tous les jours, l'air de la cloche est renouvelé au moyen d'un propulseur d'air adapté à l'une des tubulures. De la sorte, on n'introduit dans la cloche que de l'air privé de germes par son passage sur le coton au sublimé. L'air introduit a été, en outre, privé complètement des traces d'ammoniaque qu'il pourrait contenir.

L'expérience a montré, de plus, que, grâce à la fermeture hydraulique des cloches, l'évaporation était réduite au minimum et qu'il n'y avait pas lieu d'arroser de nouveau pendant la durée de l'expérience.

Les sels employés pour ces recherches sont préparés rigoureusement purs. Un certain nombre m'ont été gracieusement offerts par Delépine; les autres ont été préparés par saturation d'amines achetées *garanties pures*. Dans les deux cas, les sels obtenus ont été purifiés par plusieurs recristallisations dans l'alcool absolu, afin d'éliminer, entre autres produits, le chlorhydrate d'ammoniaque, qui est à peu près insoluble dans ce liquide.

Expériences de culture.

Ces expériences ont été exécutées dans l'appareil et avec les précautions indiquées plus haut, afin d'étendre avec autant de précision que possible, les résultats des expériences préliminaires à toutes les amines que j'ai réussi à me procurer, ainsi qu'aux sels d'ammoniums composés et aux alcaloïdes.

Lorsque la quantité de plantes recueillies l'a permis, j'ai procédé à plusieurs analyses dont les résultats sont alors donnés sous la forme de l'analyse moyenne. Je dois d'ailleurs ajouter que, grâce à la précision de la méthode de Dumas, les écarts obtenus entre deux analyses consécutives ont toujours été très faibles.

L'analyse des plantes a été suivie, dans tous les cas, d'un essai du sol, en vue d'y rechercher s'il avait été le siège d'une fermentation nitrique ou ammoniacale (1). Les résultats analytiques obtenus avec des plantes dont le substratum avait subi une fermentation, même légère, ont été systématiquement laissés de côté, de façon à ne présenter qu'un ensemble d'expériences aussi rigoureuses que possible.

Enfin, à plusieurs reprises, j'ai fait un examen bactériologique des sols de culture ; toujours ils se sont montrés stériles ; il n'y avait donc pas lieu de redouter une action microbienne due à une insuffisance de stérilisation des cultures.

Il aurait été intéressant d'analyser également les sols de culture au point de vue de leur teneur en azote après l'arrachage des plantes, puis de comparer les pertes ou les gains d'azote de ce sol aux gains ou aux pertes observés dans les plantes.

Mais, pour obtenir des résultats présentant quelque précision, il aurait fallu opérer avec beaucoup de plantes, de manière à avoir des différences considérables dans la teneur du sol en azote avant et après la culture.

D'autre part, il aurait fallu prendre des précautions spéciales contre toute perte de la substance azotée introduite dans le sol, et, pour cela, procéder notamment à des lavages des flacons où s'étaient préparées les solutions nutritives. Pour s'opposer à toute perte pendant la végétation, on aurait dû faire usage de vases en verre sans trou infé-

(1) La recherche de l'azote nitrique a été faite : qualitativement par les procédés au sulfate de fer et acide sulfurique, et au sulfate de diphénylamine ; quantitativement par la méthode de Schlœsing. Celle des sels ammoniacaux s'est effectuée à l'aide du réactif de Nessler.

rieur, de manière à n'avoir aucun entraînement de sels par l'eau d'arrosage.

Toutes ces conditions sont contraires aux conditions d'asepsie rigoureuse exigées par ces recherches. Le grand nombre de graines rend leur stérilisation à peu près impossible, puisque, avec peu de graines, beaucoup d'expériences ont déjà dû être rejetées comme renfermant des micro-organismes ou des produits de fermentation. De même, les autres manipulations sont essentiellement défavorables à l'asepsie du milieu ; aussi ai-je dû me borner à étudier les variations de l'azote dans les plantes, en laissant de côté leur comparaison avec celles qui ont pu se produire dans le sol, afin de ne pas compromettre le résultat final.

Voici maintenant l'exposé des différents essais.

I. — AMINES.

A. — Amines alcooliques.

Triméthylamine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Zea Maïs*, *Cucumis prophetarum*, *Helianthus annuus*, *Ipomæa purpurea.*

Zea Maïs.

Le 16 octobre 1896, 10 graines de Maïs ont été semées, avec les précautions indiquées plus haut, dans du sable additionné de l'engrais ci-après, stérilisé au préalable :

Solution mère sans azote (1)............	50^{cc}
Chlorhydrate de triméthylamine........	$0^{gr},50$

Le 27 septembre, 4 plantes ont été prélevées, séchées à l'étuve, pesées et analysées. Ces plantes, de même que dans les expériences suivantes, ont été choisies parmi celles qui

(1) La formule de cette solution a été donnée dans les expériences préliminaires.

ne présentaient aucune trace d'altération extérieure, afin de se rapprocher le plus possible de l'échantillon type prélevé pour l'analyse des graines.

1° Poids sec d'une des plantes, 162 milligrammes.

Ceci représente, par rapport au poids sec d'une graine, un *gain* de :

$$162 - 134{,}5 = 27^{mgr}{,}5.$$

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé.............	228^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$6^{cc}{,}9$
$T = 19°$	
Pr. atm. $= 740^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est, par suite :

$$P = 5^{mgr}{,}51.$$

Ceci représente par rapport à l'azote initial de la graine un *gain* de $5{,}51 - 4{,}53 = 0^{mgr}{,}98$, soit 22,2 p. 100.

Le sol a été ensuite lixivié par de l'eau distillée rigoureusement exempte d'ammoniaque, et le liquide a été essayé au point de vue de la fermentation nitrique par la méthode de Schlœsing et à celui de la fermentation ammoniacale par le réactif de Nessler.

Ces deux essais ont donné des résultats négatifs. La triméthylamine avait donc bien été assimilée sans avoir subi de transformation dans le sol.

Cucumis prophetarum.

Le 16 avril 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont été semées dans du sable additionné d'un engrais analogue à celui de l'expérience précédente.

L'expérience a été arrêtée le 15 mai ; j'ai recueilli 4 plantes ainsi que les téguments de leurs graines.

1° Poids sec moyen d'une plante, $165^{mgr}{,}75$.

Soit par rapport au poids sec initial de la graine un *gain* de $12^{mgr}{,}55$.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé............. 197^{mgr}
Volume d'azote recueilli............... $12^{cc},0$
T = 15°.
Pr. atm. = 775^{mm}.

Le poids de l'azote total contenu dans une plante est donc :

$$P = 11^{mgr},81.$$

Ceci représente par rapport à l'azote initial de la graine un *gain* de 11,81 — 11,47 = $0^{mgr},34$.

La faiblesse de ce gain doit être attribuée à ce fait que les cotylédons présentaient, dans la graine, une légère altération que l'on a pu apercevoir dès le début de la germination et dont la conséquence était une diminution de la quantité d'azote initial.

L'essai du sol, au point de vue de la fermentation nitrique ou ammoniacale, a donné des résultats négatifs.

Helianthus annuus.

Le 4 mars 1897, 10 graines d'*Helianthus annuus* ont été plantées dans du sable calciné additionné d'une solution nutritive présentant la même composition que dans les expériences précédentes

L'essai a pris fin le 2 avril; 3 plantes ont été prélevées et soumises à l'analyse.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de 120 milligrammes.

Il est supérieur au poids sec moyen d'une graine de $56^{mgr},2$, soit 88,08 p. 100.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé............. 200^{mgr}
Volume d'azote recueilli............... $5^{cc},0$
T = 18°.
Pr. atm. = 754^{mm}.

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 3^{mgr},46.$$

Il est supérieur à celui de la graine de :

$$3{,}46 - 3{,}10 = 0^{mgr}{,}36,$$ soit 11,22 p. 100.

L'essai du sol après culture n'a décelé aucune fermentation.

Ipomæa purpurea.

Le 16 avril 1897, 10 graines d'*Ipomæa purpurea* ont été semées dans du sable additionné du même engrais que précédemment.

L'expérience a été arrêtée le 17 mai ; 6 plantes ont été recueillies, séchées et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de $47^{mgr},5$.

Ceci représente, par rapport au poids sec de la graine, un gain de $21^{mgr},5$, soit 82,7 p. 100.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé............	169^{mgr}
Volume d'azote recueilli................	$6^{cc},0$
$T = 19°$.	
Pr. atm. $= 747^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 1^{mgr},91.$$

Il surpasse celui de la graine de $0^{mgr},65$, soit 52,14 p. 100.

Résultats. — Les expériences qui précèdent concordent entre elles et confirment entièrement les résultats des expériences préliminaires.

Les plantes sont susceptibles de puiser leur azote dans la triméthylamine et de l'assimiler sans que ce corps ait eu besoin de subir dans le sol une transformation quelconque.

Diméthylamine.

La diméthylamine employée m'a été donnée par Delépine, bien privée des deux autres méthylamines à l'aide de son procédé à l'aldéhyde formique.

Je n'ai malheureusement eu entre les mains qu'une quan-

tité assez minime de cette amine rigoureusement pure. Comme la majeure partie devait être réservée pour l'étude de la nutrition des Champignons, je n'ai pu faire qu'une expérience.

Cucurbita maxima.

Le 3 septembre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans du sable calciné additionné de l'engrais ci-après :

Solution mère sans azote..............	50^{cc}
Chlorhydrate de diméthylamine........	$0^{gr},50$

L'expérience a pris fin le 14 octobre. Deux plantes ont été prélevées et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de 210 milligrammes.

Ceci représente par rapport au poids sec initial de la graine un gain de 73 milligrammes, soit de 53,5 p. 100.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé............	157^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$9^{cc},0$
$T = 11°,5$.	
Pr. atm. $= 742^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 14^{mgr},06.$$

Soit, par rapport à l'azote de la graine, un *gain* de $3^{mgr},76$ ou 36,5 p. 100.

L'essai du sol après culture n'a décelé aucune fermentation.

Résultats. — De même que la triméthylamine, la diméthylamine est susceptible d'être assimilée par la plante et de servir à sa nutrition azotée sans avoir subi dans le sol de transformation préalable.

Monométhylamine.

Pour la même raison que dans le cas de la diméthylamine, je n'ai pu faire qu'une expérience.

Cucurbita maxima.

Le 3 septembre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été disposées dans du sable calciné additionné de l'engrais ci-après :

Solution mère sans azote..............	50^{cc}
Chlorhydrate de monométhylamine....	$0^{gr},50$

L'expérience a été arrêtée le 14 octobre. Deux plantes ont été prélevées, séchées et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de 223 milligrammes.

Il dépasse le poids sec moyen de la graine de 86 milligrammes, soit de 62,7 p. 100 de ce poids.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé............	150^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$9^{cc},3$
$T = 11°$.	
Pr. atm. $= 743^{mm}$.	

Le poids de l'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 16^{mgr},2.$$

Gain par rapport à l'azote initial de la graine : $5^{mgr},9$, soit 57,2 p. 100.

Résultats. — La monométhylamine s'est conduite vis-à-vis des plantes comme les deux autres méthylamines : elle est directement assimilable en tant que source naturelle d'azote, et cela sans avoir eu à subir de transformation préalable dans le sol.

Diéthylamine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucurbita maxima*, *Zea Maïs*, *Cnicus benedictus*, *Ipomæa purpurea.*

Cucurbita maxima.

Le 16 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été semées dans du sable calciné additionné de la solution nutritive suivante :

Solution mère sans azote...............	50^{cc}
Chlorhydrate de diéthylamine..........	$0^{gr},50$

L'expérience a pris fin le 19 novembre. Trois plantes ont été prélevées pour l'analyse.

1° Le poids sec moyen d'une plante après culture est de 202 milligrammes.

Il représente, par rapport au poids de la graine, un gain de 65 milligrammes, soit 50 p. 100 environ.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	287^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$19^{cc},4$
T = 19°.	
Pr. atm. = 740^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 15^{mgr},3.$$

Ceci représente par rapport au poids de l'azote contenu dans la graine un *gain* de $5^{mgr},0$, soit 50 p. 100 environ.

Zea Maïs.

Le 16 octobre 1897, 10 graines de Maïs ont été semées dans du sable additionné d'un engrais de même composition que le précédent. Le 27 novembre, 3 plantes ont été arrachées et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante est de 205 milligrammes.

Il y a donc eu un gain de substance sèche de $70^{mgr},5$, soit de 52,5 p. 100.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé.............	245^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$5^{cc},0$
T = 18°.	
Pr. atm. = 756^{mm}.	

Le poids d'azote total contenu dans une plante est donc :

$$P = 4^{mgr},83.$$

Ce poids est supérieur au poids de l'azote initial de la graine de $0^{mgr},30$, soit de 6,7 p. 100.

Cnicus benedictus.

Le 4 mars 1897, 10 graines de *Cnicus benedictus* ont été semées dans du sable calciné additionné de la même solution qui a servi dans les expériences précédentes. Le 2 avril, il a été prélevé 5 plantes (avec les téguments de leurs graines).

Le poids moyen sec d'une plante a été trouvé de 46 milligrammes.

Il est par suite supérieur de $24^{mgr},2$ ou 109,10 p. 100 au poids initial de la graine.

Une rupture du tube à combustion a empêché l'évaluation de la quantité d'azote contenu dans la plante. Néanmoins, comme une semblable augmentation de poids sec ne va pas sans un accroissement notable de la quantité d'azote, j'ai cru devoir mentionner ce résultat.

Ipomæa purpurea.

Le 6 janvier 1897, 10 graines d'*Ipomæa purpurea* ont été plantées dans un sol de même composition que les précédents.

Le 23 février, 8 plantes ont été prélevées et analysées.

1° Le poids moyen sec d'une plante a été trouvé de $38^{mgr},5$, soit une augmentation de $12^{mgr},5$, ou 48,08 p. 100 sur le poids initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé..........	182^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$7^{cc},2$
$T = 10°$.	
Pr. atm. $= 751^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 1^{mgr},81.$$

Il y a donc un *gain* de $0^{mgr},55$, soit de 43,8 p. 100 par rapport à l'azote initial contenu dans une graine.

Résultats. — Tous ces résultats concordent entre eux pour montrer que la diéthylamine peut, de même que les

méthylamines, servir de source d'azote pour les plantes. Elle peut être assimilée directement, sans avoir eu à subir de fermentation préalable dans le sol.

Propylamine.

La propylamine qui a été utilisée pour ces recherches est la propylamine *normale*.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucumis prophetarum*, *Zea Maïs*, *Ipomæa purpurea*.

Zea Maïs.

Le 20 novembre 1896, 10 graines de Maïs ont été semées dans du sable préparé avec les précautions habituelles et qui a reçu le mélange nutritif suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydr. de propylamine normale.	$0^{gr},50$

Le 22 décembre il a été prélevé 6 plantes destinées à l'analyse.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de 136 milligrammes, soit, par rapport au poids sec de la graine, un *gain* de $1^{mgr},5$.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	250^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$7^{cc},2$
$T = 16°$.	
Pr. atm. $= 766^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 4^{mgr},63.$$

Ce poids n'est supérieur à celui de l'azote de la graine que de $0^{mgr},10$.

Ce gain très faible doit être attribué aux mauvaises conditions de la végétation, retardée et contrariée par la température.

L'essai du sol après culture n'a, du reste, décelé aucune trace de fermentation nitrique ou ammoniacale.

Cucumis prophetarum.

Le 16 avril 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont été semées dans un milieu présentant la même composition que le précédent.

L'expérience a été arrêtée le 13 mai, et il a été recueilli 5 plantes pour l'analyse.

1° Le poids moyen d'une plante est de 169 milligrammes. Il représente par rapport au poids de la graine un gain de $15^{mgr},8$, soit 10 p. 100 environ.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	189^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$12^{cc},2$
T = 16°.	
Pr. atm. = 752^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 12^{mgr},53.$$

Il y a donc un gain d'azote de $1^{mgr},6$, soit 10 p. 100 environ.

Ipomæa purpurea.

Le 3 juillet 1897, 8 graines d'*Ipomæa purpurea* ont été semées dans du sable calciné additionné du même engrais que dans les essais précédents.

Le 18 août, 3 plantes ont été prélevées aux fins d'analyse avec les téguments de leurs graines.

1° Le poids sec moyen d'une plante est de $26^{mgr},66$, soit un gain de $0^{mgr},66$ sur le poids sec de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé...........	80^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$3^{cc},4$
T = 15°.	
Pr. atm. = 755^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 1^{mgr},325.$$

Soit un gain de $0^{mgr},067$ ou 5,25 p. 100 par rapport à l'azote initial de la graine.

Résultats. — De même que les amines employées jusqu'ici, la propylamine est susceptible d'être utilisée comme aliment azoté par les plantes. Elle peut être assimilée directement, sans avoir subi dans le sol de fermentation nitrique ou ammoniacale.

Butylamine.

La butylamine utilisée pour ces essais est l'*isobutylamine*.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucumis prophetarum* et *Ipomæa purpurea*.

Cucumis prophetarum.

Le 6 janvier 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont été semées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Chlorhydrate d'isobutylamine	$0^{gr},50$

Le 9 février, 3 plantes ont été prélevées pour l'analyse :

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de 157 milligrammes, soit un gain de $3^{mgr},6$ sur le poids sec initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé	187^{mgr}
Volume d'azote recueilli	$12^{cc},2$
$T = 11°$.	
Pr. atm. $= 757^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 12^{mgr},22.$$

Soit, par rapport à l'azote initial de la graine, un gain de $0^{mgr},75$ ou 6,54 p. 100.

L'essai ultérieur du sol n'a décelé aucune fermentation.

Ipomæa purpurea.

Le 4 mars 1897, 10 graines d'*Ipomæa purpurea* ont été

plantées dans du sable qui a reçu une solution nutritive analogue à la précédente.

Le 27 avril, 6 plantes ont été prélevées et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante est de 56 milligrammes. Ce poids est supérieur de 30 milligrammes, ou 115,3 p. 100 à celui de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	190^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$4^{cc},6$
T = 18°.	
Pr. atm. = 756^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 1^{mgr},56.$$

Ce poids dépasse le poids d'azote initial de la graine de $0^{mgr},30$, ou 24,4 p. 100.

Résultats. — L'isobutylamine rentre dans le cas des amines étudiées précédemment ; les plantes peuvent l'absorber et l'assimiler comme source d'azote, sans que ce corps ait été préalablement transformé dans le sol en nitrate ou en sel ammoniacal.

Amylamine.

Une partie de l'amylamine utilisée m'a été donnée par Delépine ; l'autre provenait du commerce. C'est l'isoamylamine qui a été étudiée.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucurbita maxima* et *Cnicus benedictus.*

Cucurbita maxima.

Le 24 septembre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote.............	50^{cc}
Chlorhydrate d'amylamine...........	$0^{gr},50$

Le 5 novembre, 2 plantes ont été prélevées et analysées.

1° Poids sec moyen d'une plante : 195 milligrammes.

Ceci représente un gain de 58 milligrammes par rapport au poids initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	267^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	24^{cc},0
T = 15°,5.	
Pr. atm. = 760^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

P = 16^{mgr},87.

Soit un gain de 6^{mgr},57, ou 64 p. 100 environ, sur le poids d'azote contenu dans la graine.

L'essai du sol a été fait dans des conditions particulières.

Une petite portion de ce sol a été prélevée et analysée. Il ne s'y était produit aucune fermentation.

Le reste a reçu une nouvelle semence de *Cucurbita maxima*, sans addition d'aucune substance nutritive. La végétation de ces nouvelles plantes a été prolongée un peu plus d'un mois (5 novembre au 10 décembre).

Bien que l'analyse des plantes recueillies ait donné des résultats du même ordre que ceux de la première culture, je ne les mentionnerai pas en détail : en effet, malgré toutes les précautions prises, les diverses manipulations subies par le substratum ont pu modifier défavorablement les conditions d'asepsie exigées par ces recherches.

Le sol a été analysé de nouveau après la culture, et, cette fois encore, il n'a laissé découvrir aucun produit ayant pu être engendré par une fermentation nitrique ou ammoniacale.

Cette expérience montre donc d'une façon très nette l'*absorption directe* de l'amylamine.

Cnicus benedictus.

Le 16 avril 1897, 10 graines de *Cnicus benedictus* ont été

plantées dans un sol de même composition que celui de l'expérience précédente.

Le 17 mai, 8 plantes ont été recueillies et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de $35^{mgr},5$, soit, par rapport au poids initial de la graine, un gain de $13^{mgr},7$, ou 62,83 p. 100.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	214^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$10^{cc},2$
T = 22°.	
Pr. atm. = 757^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 1^{mgr},92.$$

Soit un gain de $0^{mgr},82$ ou 75,22 p. 100 par rapport à l'azote initial de la graine.

Résultats. — Les expériences qui précèdent concordent entre elles pour montrer que les sels d'amylamine sont directement assimilables par la plante pour servir à sa nutrition azotée. Ils n'ont pas besoin, pour être assimilés, de subir une transformation préalable dans le sol.

Allylamine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucumis prophetarum*, *Helianthus annuus* (3 expériences), *Zea Maïs*, *Cucurbita maxima*, *Cnicus benedictus*.

Cucumis prophetarum.

Le 6 janvier 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont été semées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydrate d'allylamine...........	$0^{gr},50$

Le 1er février, remarquant que les plantes dépérissaient j'ai recueilli celles, au nombre de 3, qui étaient encore parfaitement intactes. Elles ont été séchées et analysées.

1° Le poids moyen d'une plante sèche a été trouvé de 178^{mgr},33. Ce poids excède celui de la graine de 41^{mgr},33.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	245^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	11^{cc},5
T = 16°.	
Pr. atm. = 765^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

P = 9^{mgr},87.

Ce poids est *inférieur* à celui de l'azote de la graine de :

11,47 — 9,87 = 1^{mgr},60.

Soit 13,88 p. 100.

L'essai ultérieur du sol n'a décelé aucune fermentation, soit nitrique, soit ammoniacale.

Helianthus annuus (première expérience).

Le 3 juillet 1897, 8 graines d'*Helianthus annuus* ont été semées dans du sable additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote.............	50^{cc}
Chlorhydrate d'allylamine............	1^{gr}

L'expérience a pris fin le 18 août ; 2 plantes parfaitement saines ont été prélevées et analysées. (Les téguments des graines ont été joints aux plantes.)

1° Le poids sec moyen d'une plante est de 65 milligrammes, soit, par rapport à la graine, un gain de substance sèche de 1^{mgr},2.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé...........	130^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	4^{cc},4
T = 18°.	
Pr. atm. = 758^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans la plante est par suite :

P = 2^{mgr},55.

Soit une perte, par rapport à l'azote initial de la graine, de $0^{mgr},55$ ou 17,87 p. 100.

Zea Maïs.

Le 23 août 1897, 10 graines de Maïs ont été plantées dans un substratum de même composition que celui utilisé dans l'expérience précédente. Le 4 octobre, 6 plantes ont été recueillies et analysées.

1° Le poids moyen sec d'une plante a été trouvé de $129^{mgr},3$, soit une perte, par rapport au poids sec de la graine, de $4^{mgr},2$.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	206^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$3^{cc},1$
T = 15°.	
Pr. atm. = 772^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 2^{mg},32.$$

Soit une perte, par rapport à l'azote initial de la graine, de $2^{mgr},21$ ou 48,78 p. 100.

L'essai du sol n'y a décelé aucune fermentation.

Autres plantes.

Il m'a été impossible, quelque précautions qui aient été prises, de faire végéter d'autres plantes dans le sol additionné de chlorhydrate d'allylamine. La germination s'effectuait toujours normalement, puis, brusquement, les plantes dépérissaient avec une grande rapidité, et toutes mouraient en très peu de jours.

L'examen du sol après culture a cependant montré que, dans aucun cas, il ne s'y était produit de fermentation nitrique ou ammoniacale.

Résultats. — L'allylamine, au contraire de toutes les amines étudiées jusqu'ici, se montre donc impropre à la nutrition azotée des végétaux phanérogames, dans le cas, bien

entendu, où elle n'a subi dans le sol aucune fermentation nitrique ou ammoniacale.

Bien plus, les plantes qui y ont végété ont accusé la perte d'une partie de leur azote initial. Ce fait est très important; on y reviendra plus loin.

Benzylamine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Zea Maïs*, *Cucumis prophetarum*, *Ipomæa purpurea*.

Zea Maïs.

Le 26 novembre 1896, 10 graines de Maïs ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais ci-après :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydrate de benzylamine.........	$0^{gr},50$

L'opération a été arrêtée le 31 décembre; 3 plantes parfaitement saines ont été prélevées et analysées.

1° Le poids moyen sec d'une plante a été trouvé de 104 milligrammes, en perte de $30^{mgr},5$ ou 22,67 p. 100 sur le poids sec initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total :*

Poids de substance prélevé..........	200^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$6^{cc},0$
T = 15°.	
Pr. atm. = 758^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans la plante est donc de :

$$P = 3^{mgr},65.$$

Ceci représente, par rapport au poids d'azote contenu dans la graine, une perte de $0^{mgr},88$ ou 19,35 p. 100.

L'essai du sol a montré qu'il n'avait été le siège d'aucune fermentation.

Cucumis prophetarum.

Le 4 mars 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont

été plantées dans du sable additionné d'un engrais analogue à celui employé dans l'expérience précédente.

Le 5 avril, 3 plantes parfaitement saines ont été prélevées (avec les téguments de leurs graines), et elles ont été analysées.

1° Le poids sec d'une plante est de 240 milligrammes. Il est supérieur de $86^{mgr},8$ ou 56,65 p. 100 à celui de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé..........	224^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$9^{cc},0$
T = 20°.	
Pr. atm. = 760^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 11^{mgr},07.$$

Soit une perte de $0^{mgr},40$ ou 3,50 p. 100 par rapport à l'azote initial de la graine.

Ipomæa purpurea.

Le 3 juillet 1897, 8 graines d'*Ipomæa purpurea* ont été semées dans du sable additionné de la solution nutritive ci-après :

Solution mère sans azote.............	50^{cc}
Chlorhydrate de benzylamine.........	1^{gr}

Le 18 août, 3 plantes parfaitement saines ont été prélevées avec les téguments des graines correspondants.

1° Le poids moyen sec d'une plante est de $36^{mgr},66$, soit un gain de $10^{mgr},66$, par rapport à l'azote initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total de la plante :*

Poids de substance prélevé..........	110^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$3^{cc},0$
T = 15°.	
Pr. atm. = 754^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans la plante est par suite :

$$P = 1^{mgr},17.$$

Il y a donc eu une perte d'azote de 0^{mgr},09 ou 6,50 p. 100 par rapport au poids de cette substance renfermé dans la graine.

Résultats. — La benzylamine ne peut pas servir non plus à la nutrition des Phanérogames, si toutefois elle ne subit pas dans le sol de fermentation préalable.

Les végétaux y éprouvent en outre une perte d'azote, comme dans le cas de l'allylamine.

B. — Amines phénoliques.

Diphénylamine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : il a été effectué plusieurs expériences portant sur les deux plantes suivantes : *Cucurbita maxima* et *Zea Maïs*.

Cucurbita maxima.

Expérience I. — Le 10 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans du sable calciné additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydrate de diphénylamine......	0^{gr},50

La germination des graines s'est effectuée avec rapidité, mais les radicules, dès leur apparition hors des téguments, subirent, au contact du sol, une véritable brûlure qui amena bientôt la mort des jeunes plantes.

Expérience II. — Le même essai de culture a été renouvelé en diminuant la quantité de chlorhydrate de diphénylamine, qui fut réduite à 0^{gr},20.

Cette expérience a été effectuée le 17 octobre 1896.

Comme dans l'expérience précédente, les jeunes plantes furent brûlées dès leur contact avec le sol.

Expérience III. — Le 24 octobre 1896, la dose de chlorhy-

drate de diphénylamine fut encore réduite, et chaque culture ne reçut que 0gr,10 de ce sel.

Même échec que dans les cas précédents.

Zea Maïs.

Le 24 novembre 1896, un certain nombre de graines de Maïs ont été plantées dans un substratum analogue aux précédents et renfermant seulement 0gr,10 de chlorhydrate de diphénylamine.

La germination s'est effectuée avec difficulté, et la végétation des jeunes plantes prit, dès le début, une apparence souffreteuse.

Le 22 décembre, lors de l'arrachage, les plantes avaient leurs racines presque complètement brûlées.

Résultats. — Même à faible dose, la diphénylamine se comporte donc, vis-à-vis des plantes phanérogames, comme un toxique violent, désorganisant leurs tissus.

Aniline.

L'aniline qui a servi à exécuter ces essais a été employée sous forme de sulfate. Bien que ce dernier corps ne représente pas un produit de composition constante et nettement définie, il a été employé de préférence à l'aniline pure dont l'action sur les plantes aurait pu être trop énergique.

Plusieurs expériences ont été faites et ont porté sur les deux plantes : *Cucurbita maxima* et *Zea Maïs.*

Cucurbita maxima.

Expérience 1. — Le 10 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote............	50cc
Sulfate d'aniline......................	0gr,50

Dès leur contact avec le substratum, à leur sortie des

téguments, les radicules des plantes ont été profondément brûlées.

Expérience II. — Le 17 octobre, un nouvel essai est tenté en réduisant la dose de sulfate d'aniline à 0gr,25.

Même échec que dans le cas précédent.

Expérience III. — Le 24 octobre, la dose de sulfate d'aniline est amenée à 0gr,20 ; 10 graines de *Cucurbita* sont disposées dans le sol ainsi préparé.

Le développement des jeunes plantes s'est effectué d'une manière très médiocre, et, lors de l'arrachage, elles avaient leurs racines presque totalement détruites.

Zea Maïs.

Expérience I. — Dans un sol artificiel composé suivant les mêmes formules qui ont servi pour les graines de *Cucurbita*, et renfermant 0gr,50 de sulfate d'aniline, j'ai semé, le 10 octobre 1896, 10 graines de Maïs.

Dès la germination, les radicules furent brûlées au contact du sol.

Expérience II. — Dans cette nouvelle expérience, faite le 24 novembre 1896, la dose de sulfate d'aniline a été réduite à 0gr,10.

Le 22 décembre, les plantes ont été arrachées. Leurs racines étaient encore brûlées, moins profondément, il est vrai, que dans les cas précédents, mais d'une manière suffisante pour entraver sérieusement la nutrition de la plante.

Résultats.— Les sels d'aniline sont donc toxiques vis-à-vis de la plante de la même manière que ceux de diphénylamine.

Il y a cependant lieu de noter que, à poids égal de produit, l'action du sel d'aniline a été beaucoup moins violente sur les racines des plantes que ne l'avait été celle du sel de diphénylamine.

Ce fait semblerait attribuer au radical phényl lui-même le pouvoir toxique des deux amines qu'il engendre.

Naphtylamine.

Sel employé : Chlorhydrate de naphtylamine α.
Plantes : *Zea Maïs* et *Cucurbita maxima*.

Zea Maïs.

Le 16 octobre 1896, 10 graines de Maïs ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote.............	50cc
Chlorhydrate de naphtylamine α......	0gr,50

La germination s'est effectuée rapidement, mais, dès leur apparition, les radicules furent brûlées au contact du sol chargé de naphtylamine, ainsi que toutes les parties des plantes qui vinrent à toucher le sable de culture.

Cucurbita maxima.

Expérience I. — Le 10 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été déposées dans un sol de même composition que celui de l'expérience précédente. Aussitôt germées, et dès leur contact avec le sol, les radicules des jeunes plantes se recroquevillèrent, et, en très peu de jours (de trois à cinq suivant les plantes), leur destruction s'accentua et s'étendit jusqu'aux cotylédons.

Expérience II. — La dose de chlorhydrate de naphtylamine est réduite de moitié, c'est-à-dire devient 0gr,25.

Même insuccès; les plantes sont encore détruites par l'action du sel de naphtylamine.

Expérience III. — La quantité de chlorhydrate de naphtylamine est abaissée à 0gr,20.

Aussitôt après la germination, les plantes manifestèrent une tendance sensible au développement, mais cet état ne dura pas ; elles dépérirent bientôt avec rapidité, et, lors de l'arrachage, on a pu constater une destruction presque complète des racines.

Expérience IV. — Le sol ne reçoit que 0gr,10 seulement

de sel de naphtylamine, et il est ensemencé avec quelques graines de *Cucurbita*.

La germination sembla s'effectuer assez bien, mais le développement resta stationnaire à ce stade, et, au bout d'un mois, une notable destruction des racines fut encore observée sur les échantillons prélevés.

Résultats. — Même à faible dose, la naphtylamine est puissamment toxique vis-à-vis des Phanérogames, dont elle détruit les tissus comme l'ont fait la diphénylamine et l'aniline.

C. — Amines a fonctions mixtes (*Amines-acides.*)

Glycolamine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cnicus benedictus* et *Cucumis Melo*.

Cnicus benedictus.

Le 30 octobre 1897, 10 graines de *Cnicus benedictus* ont été disposées dans du sable calciné additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydrate de glycolamine.........	$0^{gr},50$

L'expérience a été arrêtée le 28 décembre. La germination des graines s'était effectuée avec difficulté, mais néanmoins les plantes ne présentaient aucune trace d'altération extérieure.

10 plantes ont été recueillies.

1° Le poids moyen d'une plante était de $20^{mgr},9$, soit $0^{mgr},9$ de moins que pour la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	209^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$6^{cc},7$
T = 10°.	
Pr. atm. = 754.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 0^{mgr},80.$$

Soit une perte, par rapport à l'azote total renfermé dans la graine, de $0^{mgr},30$ ou 26,96 p. 100.

Cucumis Melo.

Le 30 octobre 1897, 10 graines de Melon ont été plantées dans un sol analogue au précédent.

Le 16 décembre, j'ai recueilli 5 plantes auxquelles furent joints les téguments de leurs graines.

1° Le poids moyen d'une plante était de 46 milligrammes, soit une perte de 1 milligramme sur le poids de substance sèche de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	125^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$4^{cc},4$
$T = 11°$.	
Pr. atm. $= 759^{mm}$.	

Le poids d'azote renfermé dans une plante est alors :

$$P = 1^{mgr},934.$$

Ce poids est inférieur de $1^{mgr},093$, soit 36,10 p. 100 au poids initial de l'azote contenu dans une graine.

Résultats. — La glycolamine est donc impropre à la nutrition azotée des plantes phanérogames. De plus, les plantes y éprouvent une perte d'azote comparable à celle observée avec les amines alcooliques de formule moléculaire élevée.

Bétaïne (triméthylglycolamine ou oxynévrine).

Sel employé : Chlorhydrate.
Plantes : *Zea Maïs* et *Ipomæa purpurea*.

Zea Maïs.

Le 23 août 1897, 10 graines de Maïs ont été plantées

dans un sol artificiel additionné de la solution nutritive suivante :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydrate de bétaïne.............	$0^{gr},50$

Le 8 octobre, 2 plantes ont été prélevées pour l'analyse.

1° Le poids moyen sec d'une plante était de $140^{mgr},5$. Ce poids surpasse de 6 milligrammes le poids de la graine initiale, mais il y a lieu de remarquer qu'il a été impossible de séparer complètement les particules siliceuses adhérentes aux racines, sous peine de les briser. Il faut, par suite, en tenir compte dans l'interprétation des résultats.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé..........	190^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$3^{cc},1$
T = 11°.	
Pr. atm. = 763^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 2^{mgr},75.$$

Ceci représente une perte d'azote de $1^{mgr},78$ ou 39,29 p. 100 par rapport au poids de cet élément contenu dans la graine.

Ipomæa purpurea.

Le 23 août 1897, 10 graines d'*Ipomæa purpurea* ont été plantées dans un sol artificiel additionné de $0^{gr},50$ de chlorhydrate de bétaïne.

Le 8 octobre, 4 plantes ont été prélevées avec les téguments de leurs graines.

1° Le poids moyen sec d'une plante a été trouvé de $24^{mgr},5$, soit une perte de $1^{mgr},5$ par rapport au poids initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé...........	98^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$4^{cc},0$
T = 15°.	
Pr. atm. = 771^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc de :

$$P = 1^{mgr},19.$$

La perte d'azote subie par la plante n'est ici que de $0^{mgr},05$; elle est donc insignifiante.

Résultats. — La bétaïne est également impropre à la nutrition azotée des Phanérogames.

Leucine.

La leucine a été employée à l'état pur. Il n'a pu être fait qu'une expérience, avec des graines d'*Ipomæa purpurea*.

Le 30 octobre 1897, 10 de ces graines ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Leucine..............................	$0^{gr},50$

Le 16 décembre, 3 plantes ont été recueillies et analysées.

1° Le poids moyen d'une plante sèche était de 18 milligrammes, soit 8 milligrammes de moins que dans la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé..........	54^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$2^{cc},9$
$T = 10°$.	
Pr. atm. $= 755^{mm}$.	

Le poids d'azote total contenu dans une plante est donc :

$$P = 1^{mgr},156.$$

Soit une perte de $0^{mgr},102$ ou 8,10 p. 100 par rapport à l'azote initial de la graine.

Résultats. — La leucine est donc inassimilable comme aliment azoté pour les Phanérogames, et ces plantes subissent, lors de leur végétation en sa présence, une perte d'azote comparable à celle que l'on a observée dans un certain nombre de cas précédents.

Tyrosine.

Une seule expérience a pu être exécutée à l'aide de semences de *Cucumis Melo*.

Le 30 octobre 1897, 10 graines de Melon ont été plantées dans du sable additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Tyrosine	$0^{gr},50$

Le 10 décembre, 3 plantes ont été recueillies avec les téguments de leurs graines.

1° Le poids moyen sec d'une plante était de $43^{mgr},33$, soit une perte de substance sèche de $3^{mgr},67$.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé	130^{mgr}
Volume d'azote recueilli	$6^{cc},5$
$T = 12^{o}$.	
Pr. atm. $= 740^{mm}$.	

Le poids d'azote renfermé dans une plante est alors :

$$P = 2^{mgr},515.$$

Il y a donc une perte, par rapport à l'azote initial de la graine, de $0^{mgr},512$ ou 16,91 p. 100.

Résultats. — La tyrosine est donc, elle aussi, incapable de servir de source d'azote assimilable pour les Phanérogames.

D. — Bases pyridiques.

Pyridine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucurbita maxima* et *Zea Maïs*.

Cucurbita maxima.

Le 7 janvier 1897, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été disposées dans du sable additionné de la solution ci-après :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Chlorhydrate de pyridine	$0^{gr},50$

La germination s'est effectuée d'une manière peu satisfaisante ; 3 graines seulement ont germé. Les jeunes plantes

qui en sont résultées se sont mal développées, et, dès le début de février, elles étaient en plein dépérissement. Des torsions de leurs axes hypocotylés avaient amené de profondes cassures transversales de ces organes; les cotylédons ne s'étaient pas ou s'étaient à peine épanouis ; la racine principale, grêle et courte, ne portait que quelques maigres radicelles crispées à leur extrémité. Au point de naissance de la racine, un éclatement latéral de l'axe hypocotylé a formé de chaque côté une lame qui s'applique en s'avançant sur le sol. Enfin, toutes les plantes présentent à leur surface de nombreuses taches couleur de rouille.

Zea Maïs.

Le 7 janvier 1897, 10 graines de Maïs ont été semées dans un sol de même composition que le précédent.

L'expérience a échoué comme avec les *Cucurbita.*

Résultats. — La pyridine est impropre à la nutrition des Phanérogames pour lesquels elle ne peut, seule, constituer une source d'azote assimilable.

II. — SELS D'AMMONIUMS COMPOSÉS.

Tétraméthylammonium.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucumis prophetarum*, *Cnicus benedictus*, *Zea Maïs.*

Cucumis prophetarum.

Le 30 octobre 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais ci-après :

Solution mère sans azote	50cc
Chlorhydrate de tétraméthylammonium	0gr,50

Le 16 décembre, 4 plantes ont été recueillies avec les téguments des graines correspondantes :

1° Le poids moyen d'une plante a été trouvé de 150 milligrammes, soit, par rapport à la graine, une perte de substance sèche de $3^{mgr},2$.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	169^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$9^{cc},1$
T = 14°.	
Pr. atm. = 769^{mm}.	

La quantité d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 9^{mgr},54.$$

Soit une perte de $1^{mgr},83$ ou 15,95 p. 100 du poids initial de l'azote contenu dans la graine.

Cnicus benedictus.

Le 30 octobre 1897, 10 graines de *Cnicus benedictus* ont été disposées dans un sol présentant la même composition que dans l'expérience précédente. L'essai a pris fin le 28 décembre.

La germination s'est effectuée avec de grandes difficultés : 3 ou 4 graines seulement ont laissé poindre leurs radicules hors des téguments. Les cotylédons ont fait éclater ces téguments, mais sans s'épanouir complètement. En outre, l'allongement des radicules a été presque nul, et c'est à peine si le contact de ces organes avec le sol a eu lieu.

L'analyse de ces plantes a néanmoins été faite.

1° Le poids moyen d'une plante sèche a été trouvé de $24^{mgr},22$, soit un gain de substance sèche de $2^{mgr},42$.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé..........	218^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$8^{cc},4$
T = 12°.	
Pr. atm. = 752^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans la plante est par suite :

$$P = 1^{mgr},10.$$

Ce poids est égal à celui renfermé dans la graine initiale

($1^{mgr},10$). Le défaut dans la germination des graines leur avait donc laissé une teneur en azote égale à celle du début de l'expérience.

Nous aurons, par la suite, l'occasion de constater encore deux fois un semblable phénomène. La discussion de ce fait sera donnée un peu plus loin.

Zea Maïs.

Le 30 octobre 1897, 8 graines de Maïs ont été disposées dans un sol de composition analogue aux deux précédents. La germination s'est effectuée avec difficulté, et les plantes n'ont pas tardé à dépérir.

Résultats. — Les sels de tétraméthylammonium ne peuvent pas servir de source d'azote directement assimilable par les végétaux phanérogames.

Tétraéthylammonium.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucumis prophetarum*, *Cnicus benedictus*, *Zea Maïs*.

Cucumis prophetarum.

Le 30 octobre 1897, 10 graines de *Cucumis prophetarum* ont été disposées dans du sable calciné additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydr. de tétraéthylammonium...	$0^{gr},50$

Le 17 décembre, 4 plantes ont été recueillies avec les téguments des graines correspondantes.

1° Le poids sec moyen d'une graine a été trouvé de $144^{mgr},25$, soit une perte de $8^{mgr},95$ par rapport au poids sec initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé..........	168^{mgr}
Volume d'azote recueilli............	$10^{cc},3$

$T = 10^{\circ}$.
Pr. atm. $= 771^{mm}$.

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 10^{mgr},80.$$

Il y a donc eu une perte d'azote de $0^{mgr},67$ ou 5,84 p. 100 par rapport à l'azote contenu dans la graine au début de l'expérience.

Autres plantes.

Deux autres essais, effectués dans des conditions identiques avec des graines de *Cnicus benedictus* et de *Zea Maïs*, ont abouti à un échec. Ou la germination ne s'est pas produite, ou les plantes n'ont pas tardé à dépérir.

Résultats. — De même que les sels de tétraméthylammonium, ceux de tétraéthylammonium sont incapables de servir de source d'azote directement assimilable pour les Phanérogames.

III. — ALCALOÏDES.

Caféine.

Les sels de caféine étant dissociables par l'eau, j'ai essayé d'abord d'employer de la caféine non saturée par un acide ; en présence des mauvais résultats obtenus, d'autres expériences ont été instituées avec du chlorhydrate de cette base.

Plantes employées : *Cucurbita maxima*, *Zea Maïs*, *Helianthus annuus*.

1° Caféine base.

Cucurbita maxima.

Expérience I. — Le 10 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans du sable additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Caféine (base).......................	$0^{gr},50$

La germination s'est effectuée avec rapidité, mais les plantes, dès leur apparition hors des téguments, donnèrent des signes de dépérissement et moururent en peu de temps. Lors de l'arrachage, une importante destruction des racines a été observée.

Expérience II. — La quantité de caféine introduite dans le sol a été réduite à $0^{gr},25$. Même échec que dans le cas précédent.

Zea Maïs.

Le 16 octobre 1896, 10 graines de Maïs ont été semées dans un sol analogue aux précédents, et renfermant $0^{gr},50$ de caféine par pot.

Le développement des plantes s'est effectué dans de mauvaises conditions, et, rapidement, elles moururent toutes. Elles s'étaient très peu développées et avaient poussé des racines grêles qui ont été assez profondément brûlées en leurs points de contact avec le sol.

2° Chlorhydrate de caféine.

Zea Maïs.

Le 6 janvier 1897, 10 graines de Maïs ont été semées dans du sable additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Chlorhydrate de caféine..............	$0^{gr},50$

La germination s'est effectuée normalement, mais, au bout de peu de temps, les jeunes plantes donnèrent des signes de dépérissement.

Le 1er février, il a été prélevé, aux fins d'analyse, 4 plantes ne présentant aucun signe extérieur d'altération.

1° Le poids moyen sec d'une plante était de $94^{mgr},25$. Ce poids est inférieur de $40^{mgr},25$ ou 30 p. 100 au poids sec initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans une plante :*

Poids de substance prélevé...........	264^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$6^{cc},1$
T = 13°	
Pr. atm. = 760^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est alors :

$$P = 2^{mgr},58.$$

Ceci représente une perte de $1^{mgr},95$ ou 43,04 p. 100 du poids de l'azote initial d'une graine.

Helianthus annuus.

Le 3 juillet 1897, 10 graines d'*Helianthus annuus* ont été disposées dans du sable additionné de l'engrais employé pour l'expérience précédente.

Le 18 août, 2 plantes parfaitement saines ont été prélevées avec les téguments des graines correspondantes.

1° Le poids moyen sec d'une graine a été trouvé de 60 milligrammes, soit une perte de poids de $3^{mgr},8$ par rapport à la graine.

2° *Dosage de l'azote total renfermé dans une plante :*

Poids de substance prélevé...........	120^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$3^{cc},7$
T = 16°.	
Pr. atm. = 757^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 2^{mgr},16.$$

Soit une perte de $0^{mgr},94$ ou 30,32 p. 100 par rapport à l'azote de la graine.

Cucurbita maxima.

Le 23 janvier 1898, 8 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans un sol de même composition que celui des expériences précédentes.

4 graines seulement ont germé, et, le 24 février, les plantes produites ont été arrachées.

1° Le poids moyen d'une plante était de 128^{mgr},82, soit une perte de 8^{mgr},82 sur le poids de substance sèche de la graine.

2° *Dosage de l'azote total contenu dans la plante :*

Poids de substance prélevé...........	190^{mgr}
Volume d'azote recueilli	13^{cc},0
T = 11°.	
Pr. atm. = 752^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans la plante est alors :

$$P = 8^{mgr},82$$

Soit une perte de 1^{mgr},48 ou 14,36 p. 100 par rapport à l'azote de la graine.

Résultats. — La caféine basique se montre toxique vis-à-vis des plantes phanérogames dont elle détruit les tissus.

Quant au chlorhydrate de caféine, il se conduit comme un corps non assimilable, et, en sa présence, les plantes ont éprouvé une perte d'azote analogue à celle déjà obtenue avec certaines amines.

Quinine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucurbita maxima*, *Zea Maïs*, *Helianthus annuus*.

Cucurbita maxima.

Le 10 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été plantées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote.............	50^{cc}
Chlorhydrate de quinine...............	0^{gr},50

Peu de temps après leur germination, les plantes donnèrent des signes de dépérissement, et, en quelques jours, elles moururent toutes.

Zea Maïs.

Le 26 novembre 1896, 10 graines de Maïs ont été dispo-

sées dans un substratum de même composition que celui de l'expérience précédente.

La végétation n'a pas été très brillante; cependant les plantes se sont maintenues pendant assez longtemps sans trop dépérir.

Le 31 décembre, 4 plantes ne présentant aucun signe extérieur d'altération ont été recueillies et analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante a été trouvé de 100 milligrammes, soit une perte de poids sec de $34^{mgr},5$ par rapport à la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé............	151^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$4^{cc},1$
T = 15°.	
Pr. atm. = 759^{mm}.	

Le poids d'azote renfermé dans une plante est donc :

$$P = 3^{mgr},18.$$

Ceci représente par rapport à l'azote de la graine une perte de $1^{mgr},35$ ou 29,80 p. 100.

Helianthus annuus.

Le 3 juillet 1897, 8 graines d'*Helianthus annuus* ont été plantées dans du sable additionné du même engrais que ci-dessus.

Le 18 août, 2 plantes ne présentant aucun signe extérieur d'altération ont été prélevées et analysées; les téguments des graines correspondantes avaient été joints à ces plantes.

1° Le poids sec moyen d'une plante est de $55^{mgr},5$, soit une perte de $8^{mgr},3$ ou 13,10 p. 100 par rapport au poids sec de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	111^{mgr}
Volume d'azote recueilli..............	$4^{cc},4$
T = 18°.	
Pr. atm. = 756^{mm}.	

Le poids d'azote renfermé dans une plante est donc :

$$P = 2^{mgr},54$$

Soit, par rapport à l'azote de la graine, une perte de poids de $0^{mgr},56$ ou 18,06 p. 100.

Résultats. — De même que la caféine, la quinine s'est conduite comme un composé dont l'azote n'est pas directement assimilable par les plantes. Dans les conditions ordinaires, elle ne peut pas servir à la nutrition azotée des Phanérogames.

Cocaïne.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucurbita maxima*, *Zea Maïs*, *Helianthus annuus*.

Cucurbita maxima.

Le 11 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont été semées dans du sable additionné de l'engrais suivant :

Solution mère sans azote............	50^{cc}
Chlorhydrate de cocaïne.............	$0^{gr},50$

La germination s'est effectuée dans des conditions satisfaisantes, mais, au bout de quelques jours, les plantes donnèrent des signes de dépérissement, et elles ne tardèrent pas à mourir.

Zea Maïs.

Le 27 novembre 1896, la même expérience a été répétée sur des graines de Maïs qui ont été disposées dans un substratum de même composition.

Les plantes semblant souffrir, j'ai recueilli, le 14 décembre, 6 d'entre elles qui ne présentaient aucun signe extérieur d'altération, et je les ai analysées.

1° Le poids moyen sec d'une plante a été trouvé de 131 milligrammes, soit une perte de $3^{mgr},5$ par rapport à la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé..........	250^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$6^{cc},2$

$T = 11°$.
Pr. atm. $= 764^{mm}$.

Le poids d'azote renfermé dans une plante est donc :

$$P = 3^{mgr},91.$$

Ce qui représente, par rapport à l'azote initial de la graine, une perte de $0^{mgr},62$ ou 13,68 p. 100.

Helianthus annuus.

Expérience I. — Le 3 juillet 1897, 8 graines d'*Helianthus annuus* ont été semées dans un sol analogue à celui des expériences précédentes. Après une germination normale, les plantes ne tardèrent pas à dépérir, et l'analyse en a été impossible.

Expérience II. — L'essai a été recommencé le 23 août. Le 8 octobre, 5 plantes ont été recueillies avec les téguments des graines correspondantes.

1° Le poids moyen sec d'une plante est de $62^{mgr},5$, soit une perte de substance sèche de $1^{mgr},3$ par rapport à la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	190^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$6^{cc},6$
$T = 12°$.	
Pr. atm. $= 768^{mm}$.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est alors :

$$P = 2^{mgr},615.$$

Soit une perte de $0^{mgr},585$ ou 18,87 p. 100, par rapport à l'azote total de la graine.

Résultats. — La cocaïne se conduit comme un corps impropre, dans les conditions ordinaires, à servir aux Phanérogames d'aliment azoté directement assimilable.

Atropine.

Sel employé : Sulfate neutre.

Plantes : *Cucurbita maxima*, *Zea Maïs*, *Atropa Belladona*.

Cucurbita maxima.

Cet essai a porté sur 10 graines qui ont été plantées le 11 octobre 1896 dans du sable additionné de la solution suivante :

Solution mère sans azote...............	50^{cc}
Sulfate neutre d'atropine..............	0^{gr},50

De même que dans un certain nombre d'expériences effectuées avec d'autres alcaloïdes, les plantes, après une germination normale, n'ont pas tardé à périr.

Zea Maïs.

Le 26 novembre 1896, 10 graines de Maïs ont été plantées dans un sol composé comme le précédent.

Le 24 décembre, il a été prélevé 6 plantes ne présentant pas trace d'altération extérieure.

1° Poids sec moyen d'une plante : 121 milligrammes, soit une perte de substance sèche de 13^{mgr},15 par rapport à la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé............	240^{mgr}
Volume d'azote recueilli................	5^{cc},8
T = 17°.	
Pr. atm. = 762^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 3^{mgr},42.$$

Soit une perte de 1^{mgr},11 ou 24,54 p. 100, par rapport au poids initial de l'azote d'une graine.

Atropa Belladona.

Le 3 juillet 1897, un certain nombre de graines de Belladone ont été semées dans du sable additionné du même engrais qui avait été employé dans les expériences précédentes.

L'essai n'a pris fin que le 30 octobre, c'est-à-dire près de quatre mois après la plantation.

Les graines ont germé dans des conditions normales, mais le développement s'est arrêté après l'épanouissement des cotylédons. Dans quelques plantes, cependant, il s'est montré deux feuilles post-cotylédonaires maigres, et l'état de la végétation est demeuré stationnaire. Cet état a pu être prolongé pendant plus de trois mois sans que les plantes aient manifesté le moindre signe extérieur d'altération des tissus.

L'analyse des plantes au point de vue de leur teneur en azote n'a pu être faite à cause de la quantité trop faible de substance sèche recueillie. Néanmoins, l'arrêt de la végétation est par lui-même assez concluant en faveur de la non-assimilabilité directe de l'atropine.

Résultats. — Les expériences qui précèdent montrent que l'atropine, de même que les alcaloïdes précédemment étudiés, ne peut servir directement de source d'azote pour les végétaux.

Ces résultats sont en contradiction absolue avec l'opinion exprimée par Réveil (1), qui déclare, d'après ses expériences, que « l'atropine est un véritable engrais pour certaines plantes ». Ils viennent en confirmation des faits énoncés par Maracci (2), qui constate que l'atropine est plutôt nuisible, et par de Varigny (3), qui trouve qu'elle n'est pas en général favorable à la végétation, et qu'elle ne joue pas, dans le développement de la jeune plante, le rôle d'engrais qu'on lui accordait jusqu'alors.

Morphine.

Sel employé : Chlorhydrate.

Plantes : *Cucurbita maxima*, *Zea Maïs*, *Helianthus annuus*.

Cucurbita maxima.

Le 11 octobre 1896, 10 graines de *Cucurbita maxima* ont

(1) Réveil, *Recherches de physiologie végétale. — Action des poisons sur les plantes*. Lyon, 1865, p. 102-106.

(2) Maracci, *L'azione degli Alcaloïdi nel regno vegetale et animale*, 1887.

(3) De Varigny, *L'atropine est-elle un engrais pour les plantes?* (*Rev. gén. de Bot.*, t. IV, 1892).

été plantées dans du sable additionné de l'engrais ci-après :

Solution mère sans azote.............	50^{cc}
Chlorhydrate de morphine...........	$0^{gr},50$

De même que dans un certain nombre d'autres expériences, les plantes ne tardèrent pas à périr; elles n'ont pu être analysées.

Zea Maïs.

Le 16 octobre 1896, un autre essai a été entrepris avec 10 graines de Maïs plantées dans un substratum de même composition.

Le 27 novembre, les plantes ont été arrachées, et trois d'entre elles qui ne présentaient aucun signe extérieur d'altération ont été analysées.

1° Le poids sec moyen d'une plante était de 121 milligrammes, soit une perte de $13^{mgr},5$ par rapport au poids de la graine.

2° *Dosage de l'azote total de la plante :*

Poids de substance prélevé...........	343^{mgr}
Volume d'azote recueilli.............	$8^{cc},7$
$T = 16^{o}$.	
Pr. atm. $= 759^{mm}$.	

Le poids d'azote d'une plante est alors :

$$P = 3^{mgr},60$$

Soit une perte de $0^{mgr},93$ ou 20,52 p. 100, par rapport à l'azote initial de la graine.

Helianthus annuus.

Le 23 août 1897, 10 graines d'*Helianthus anniuus* ont été plantées dans un sol composé comme celui des essais précédents.

Le 8 octobre, 8 plantes ont été recueillies avec les téguments des graines correspondantes.

1° Le poids moyen sec d'une plante était de $64^{mgr},6$, soit un léger gain de $0^{mgr},8$ sur le poids sec de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé	170^{mgr}
Volume d'azote recueilli	5^{cc},5
T = 12°.	
Pr. atm. = 763^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est par suite :

$$P = 2^{mgr},50.$$

Ce qui représente une perte de 0^{mgr},60 ou 19,35 p. 100, par rapport au poids d'azote contenu dans la graine.

Résultats. — Le chlorhydrate de morphine, pas plus que les chlorhydrates des alcaloïdes précédemment étudiés, ne peut servir aux plantes de source d'azote directement assimilable.

Pipéridine.

Sel employé : Chlorhydrate.
Plante : *Cucumis Melo.*

Cucumis Melo.

Le 23 janvier 1898, 10 graines de Melon ont été plantées dans du sable calciné additionné de l'engrais ci-après :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Chlorhydrate de pipéridine	0^{gr},50

La germination s'est effectuée dans de mauvaises conditions : les téguments des graines ont éclaté, mais l'embryon ne s'est pas développé ; les cotylédons ont néanmoins pris de la chlorophylle.

Le 3 mars, 4 graines ont été recueillies en cet état, avec leurs téguments.

1° Le poids moyen sec d'une graine germée est de 40^{mgr},5, soit une perte de 6^{mgr},5 sur le poids initial.

2° *Dosage de l'azote total :*

Poids de substance prélevé	162^{mgr}
Volume d'azote recueilli	10^{cc},2
T = 12°.	
Pr. atm. = 759^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une graine germée est donc :

$$P = 3^{mgr},04.$$

Ce nombre est sensiblement le même que celui qui exprime le poids d'azote initial de la graine ($3^{mgr},03$).

Résultats. — De même que les autres sels d'alcaloïdes, le chlorhydrate de pipéridine est impropre à la nutrition des végétaux phanérogames. On remarquera que, dans le cas de la germination incomplète du Melon, il n'y a pas eu de perte d'azote.

Remarques générales.

On vient de voir, par ces diverses expériences, que les amines provenant de la substitution dans l'ammoniaque de un ou plusieurs radicaux à exposants peu élevés pouvaient parfaitement servir comme sources d'azote directement assimilable pour les végétaux phanérogames, et cela sans avoir eu besoin de subir dans le sol une transformation en sels ammoniacaux ou en nitrates.

On a vu également que les phénylamines, naphtylamines, alcaloïdes végétaux non transformés en sels, etc., exerçaient sur la plante une action toxique plus ou moins puissante.

De plus, on a constaté que, si l'on fait végéter des plantes dans un sol renfermant tout son azote à l'état de sels d'alcaloïdes ou d'amines dont les radicaux substitués sont à exposant élevé, ces plantes, dans les conditions expérimentales décrites plus haut, ont éprouvé une perte d'azote.

Il convient de faire remarquer que, dans ces cas, la végétation a été poussée jusqu'aux plus extrêmes limites qu'il ait été possible d'atteindre sans qu'il y eût d'altération de la plante visible à l'extérieur.

Or, l'opinion générale actuelle est que, pendant la germination, même prolongée, les plantes ne perdent pas

d'azote ou n'en perdent que des quantités très faibles, lorsque cette germination a lieu sans que le substratum contienne d'azote assimilable.

Il existe cependant un certain nombre d'observations contraires.

C'est ainsi que Boussingault (1), ayant fait germer et végéter 10 graines de Pois à l'obscurité pendant plusieurs semaines, a constaté, à la fin de l'expérience, que ses plantes contenaient $0^{gr},072$ d'azote total, alors que les graines en renfermaient $0^{gr},094$, soit une perte de $0^{gr},022$.

Dans une autre expérience, faite avec 46 grains de Blé et 1 grain de Maïs, il ne trouva aucune perte d'azote, et il en déduisit que la perte d'azote de la première expérience tenait à une altération des Pois.

D'autre part, dans la germination des Haricots, Schröder (2) et Karsten (3) ont également observé une perte d'azote.

Sachsse (4), en 184 heures, n'en a pas observé sur le Pois.

Detmer (5), Leclerc (6) et Loskowsky (7), opérant sur des plantes différentes, arrivent au même résultat.

Boussingault (8), revenant sur ce sujet, suppose que la plante perd de l'azote lorsqu'elle décompose des nitrates qui lui sont offerts pendant la végétation à l'obscurité, et qu'alors elle produit un dégagement d'azote libre.

Frank (9), faisant pousser des plantes avec ou sans azote, à l'obscurité, constate de grandes pertes d'azote. Il admet que cet azote disparaît à l'état gazeux, attribue ce phéno-

(1) Boussingault, *C. R.*, t. LVIII, p. 881.
(2) Schröder, *Landw. Versuchs-st.*, vol. X, p. 493.
(3) Karsten, *Landw. Versuchs-st.*, vol. XIII, p. 193.
(4) Sachsse, *Keimung von Pisum sativum*, Leipzig, 1872, p. 22.
(5) Detmer, *Physiologisch-Chemische Untersuch. über die Keimung*, 1875, p. 27 et 163.
(6) Leclerc, *C. R.*, t. LXXX, p. 26.
(7) Loskowsky, *Landw. Versuchs-st.*, vol. XVII, p. 219.
(8) Boussingault, *Ann. Ph. et Ch.*, 5e série, t. XXII.
(9) Frank, *Landw. Jahrb.*, 1888, p. 421.

mène à des putréfactions intimes, et conteste les hypothèses de Boussingault relatives à la décomposition des nitrates.

Schlœsing fils (1), opérant sur des germinations de Blé et de Lupin et se rapprochant le plus possible des conditions de germination normale, constate que le Blé en dix jours et le Lupin en un mois n'ont pas perdu d'azote.

Or, les résultats obtenus ci-dessus avec des cultures faites dans des substratums contenant leur azote à l'état de sels d'amines dont le radical substitué possède une grandeur moléculaire élevée, ou à l'état de sels d'ammoniums composés ou d'alcaloïdes, comportent des pertes d'azote.

Il y a donc lieu de préciser les conditions du phénomène, de savoir sous quelle forme cet élément disparaît, et de rechercher la cause déterminante de la perte de cet élément.

Sous quelle forme l'azote perdu dans les expériences précédentes s'est-il dégagé ?

On a vu précédemment que des germinations maintenues pendant un certain temps dans des sols contenant, en guise de sources d'azote, des amines de formule moléculaire élevée ou des alcaloïdes, avaient donné lieu à des pertes sensibles d'azote.

Pour savoir sous quelle forme l'azote perdu avait disparu, quelques modifications ont été apportées à l'appareil de culture. La cloche, au lieu de reposer sur une solution aqueuse de sublimé, repose sur du mercure. Elle reçoit de l'air préalablement privé d'ammoniaque par barbotage dans une solution d'acide sulfurique pur, puis lavé dans de l'eau distillée rigoureusement pure, afin de retenir les traces d'acide qui auraient pu être entraînées.

Au sortir de la cloche, l'air vient barboter dans un tube à boules de Liebig contenant du réactif de Nessler ; enfin, à la suite de ce tube, est disposé un dernier laveur à eau pour

(1) Schlœsing fils, *Contribution à l'étude de la germination* (*C. R.*, t. CXX, p. 1278).

éviter les rentrées d'air possibles par ce côté de l'appareil.

Deux expériences ont été faites dans ces conditions.

Expérience I. — Cette expérience a duré du 23 janvier au 24 février 1898. Elle a été effectuée à l'aide de graines de *Cucurbita maxima*, mais les différents lots préparés au début de ces recherches étant épuisés, il en a été préparé de nouveaux.

Un de ces lots a été planté dans du sable additionné du mélange ci-après :

Solution mère sans azote..............	50^{cc}
Chlorhydrate de caféine...............	$0^{gr},50$

Un deuxième lot a été analysé et a donné les résultats suivants :

Poids moyen d'une graine........	$196^{mgr},25$
Azote total de la graine...........	$17^{mgr},36$

A la fin de l'essai, il a été procédé à l'analyse des plantes.

1° Le poids moyen d'une plante, y compris les téguments de la graine correspondante, était de $174^{mgr},25$, soit une perte de 12 milligrammes par rapport au poids initial de la graine.

2° *Dosage de l'azote total d'une plante :*

Poids de substance prélevé...........	190^{mgr}
Volume d'azote recueilli...............	$14^{cc}6$
T = 11°.	
Pr. atm. = 752^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 15^{mgr},88.$$

Soit une perte de $1^{mgr},478$ ou 8,50 p. 100 de l'azote initial de la graine.

On a pu constater, en outre, que le réactif de Nessler, placé dans le tube de Liebig, n'a éprouvé aucune modification pendant toute la durée de l'expérience.

Une portion du sol, lixiviée à l'eau distillée, puis essayée

à l'aide du même réactif, n'a pas donné le précipité ocracé caractéristique de l'ammoniaque.

Une autre portion du sol, également lixiviée par de l'eau distillée et essayée par la méthode de Schlœsing, n'a décelé aucune trace de composés oxygénés de l'azote.

Enfin, l'examen bactériologique de ce même sol a permis de constater qu'il ne renfermait pas de micro-organismes.

Dans ces conditions, puisque l'azote ne s'est dégagé ni sous forme nitrique, ni sous forme ammoniacale, il n'a pu le faire qu'à l'état gazeux.

Expérience II. — Cette expérience a porté sur des graines de *Cucumis Melo* qui ont été plantées dans du sable additionné du mélange suivant :

Solution mère sans azote.............	50cc
Tyrosine............................	0gr,50

Cette expérience, qui a déjà été relatée précédemment, a donné les résultats suivants :

1° Poids moyen d'une plante sèche.... 43mgr,33
Soit une perte de poids sec de 3mgr,67.
2° Poids de l'azote total d'une plante.. 2mgr,515.
Soit une perte d'azote de 0mgr,512 ou 16,91 p. 100.

De même que dans la première expérience, le réactif de Nessler, placé dans le tube de Liebig, ne s'est pas troublé, et l'essai du sol n'a décelé la présence ni de composés ammoniacaux, ni de composés nitriques, ni de micro-organismes.

On peut donc admettre que l'azote a disparu à l'état gazeux.

Quelles sont les causes des pertes d'azote observées dans les expériences précédentes ?

On vient de voir que les plantes, placées dans des milieux nutritifs contenant de l'azote sous une forme inassimilable, perdent, à l'état gazeux, et après un certain temps

de végétation, une fraction notable de leur azote initial.

Pour savoir quelle était la cause de cette perte, on pouvait imaginer la série suivante d'expériences : plusieurs lots de graines provenant de la même plante ont été choisis de manière à peser rigoureusement le même poids, puis :

1° Les uns ont été analysés ;

2° D'autres mis en végétation à longue échéance dans du sable calciné uniquement imbibé d'eau distillée ;

3° D'autres mis en végétation à longue échéance dans un milieu nutritif contenant de l'azote sous une forme directement inassimilable ;

4° D'autres enfin mis en végétation à brève échéance dans le même milieu.

Dans ces conditions, si le lot 4 ne perd pas d'azote, ou n'en perd que très peu, et que les lots 2 et 3 en perdent une quantité notable, on devra attribuer cette perte d'azote à des altérations intimes des tissus de la plante maintenue longtemps en état d'inanition.

Si le lot 3 manifeste une perte d'azote, et que le lot 2 n'en manifeste pas, on devra au contraire conclure que c'est le milieu nutritif renfermant de l'azote inassimilable qui joue un rôle prépondérant dans ce phénomène.

Il convient, avant d'entrer dans le détail des expériences, de faire remarquer que les sols de culture, à la suite de chaque expérience, ont été analysés, afin d'y rechercher la présence ou l'absence de micro-organismes et de produits de fermentation ammoniacale ou nitrique. Seules les expériences donnant sur tous ces points des résultats négatifs ont été retenues.

De plus, afin de pouvoir garantir de la manière la plus absolue la teneur rigoureusement égale des graines en azote initial, il a été analysé quatre lots de chacune des graines. Les résultats obtenus ont présenté entre eux des différences extrêmement faibles : la différence maxima observée a été de $0^{mgr},1$ sur la quantité d'azote contenue dans chaque

graine. On peut donc affirmer la composition constante des graines soumises à l'analyse, et par suite de celles mises en culture.

Les expériences ont porté sur des graines de *Cucurbita maxima* et d'*Ipomœa purpurea.*

I. — *Cucurbita maxima.*

Outre les lots de graines analysés, un lot a été planté dans du sable additionné seulement d'eau distillée, et deux dans du sable auquel a été ajoutée la solution nutritive suivante :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Chlorhydrate de morphine	$0^{gr},50$

1° *Analyse des graines.* — Résultat moyen de l'analyse de quatre lots de 10 graines :

Poids moyen sec d'une graine	$206^{mgr},5$
Poids de l'azote total d'une graine	$17^{mgr},19$

2° *Graines semées dans le sable additionné seulement d'eau distillée :*

Durée de l'expérience : du 28 juin au 5 août 1898.

Poids moyen d'une plante	$227^{mgr},5$

Dosage de l'azote contenu dans une plante :

Poids de substance prélevé	290^{mgr}
Volume de l'azote recueilli	$13^{cc},2$

$T = 20^{o}$.
Pr. atm. $= 760^{mm}$.

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 12^{mgr},88.$$

Perte par rapport à l'azote initial de la graine : $5^{mgr},11$.

3° *Graines semées dans du sable additionné de la solution à base de morphine. Expérience de longue durée.*

Durée de l'expérience : du 28 juin au 5 août 1898.

Poids moyen d'une plante	234^{mgr}.

Dosage de l'azote total contenu dans une plante :

Poids de substance prélevé	272^{mgr}
Volume d'azote recueilli	$12^{cc},6$
T = 18°.	
Pr. atm. = 757^{mm}.	

Le poids d'azote renfermé dans une plante est donc :

$$P = 12^{mgr},67.$$

Perte sur le poids de l'azote contenu dans la graine : $4^{mgr},42$.

4° *Graines semées dans le sable additionné de la solution à base de morphine. Expérience de courte durée :*

Durée de l'expérience : du 28 juin au 16 juillet 1898.

Poids moyen d'une plante	$182^{mgr},5$

Dosage de l'azote total d'une plante :

Poids de substance prélevé	288^{mgr}
Volume d'azote recueilli	$17^{cc},5$
T = 18°.	
Pr. atm. : = 758^{mm}.	

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 13^{mgr},0.$$

Perte par rapport à l'azote initial de la graine : $4^{mgr},19$.

II. — *Ipomæa purpurea.*

Outre les graines analysées, un lot a été planté dans du sable additionné d'eau distillée, et deux dans du sable additionné de la solution suivante :

Solution mère sans azote	50^{cc}
Chlorhydrate d'allylamine	$0^{gr},50$

1° *Analyse des graines.* — Résultat moyen de l'analyse de quatre lots de dix graines :

Poids sec d'une graine	$25^{mgr},5$
Azote total contenu dans une graine	$1^{mgr},49$

2° *Graines semées dans le sable additionné d'eau distillée :* Durée de l'expérience : du 28 juin au 5 août 1898.

Poids moyen sec d'une plante .... 25^{mgr}

Dosage de l'azote contenu dans une plante :

Poids de substance prélevé .... 125^{mgr}
Volume d'azote recueilli .... $5^{cc},2$
T = 15°
Pr. atm. = 756^{mm}.

Le poids d'azote contenu dans une plante est donc :

$$P = 1^{mgr},22.$$

Soit une perte, par rapport à l'azote de la graine, de $0^{mgr},27$.

3° *Graines semées dans du sable additionné d'allylamine. Expérience de longue durée.*

Durée de l'expérience : du 28 juin au 5 août 1898.

Il y a lieu de remarquer que les graines de ce lot ont germé tardivement et que, par suite de la compacité du sol, leurs racines n'ont pu y pénétrer. On peut donc considérer ces plantes comme étant restées à l'état de germination prolongée.

Poids moyen d'une plante .... 20^{mgr}

Dosage de l'azote total d'une plante :

Poids de substance prélevé .... 200^{mgr}
Volume d'azote recueilli .... $12^{cc},4$
T = 15°.
Pr. atm. = 761^{mm}.

Le poids d'azote contenu dans la plante est donc :

$$P = 1^{mgr},47.$$

Ce poids est le même que celui de l'azote initial de la graine. Le résultat de cette expérience, rapproché de ceux obtenus précédemment avec du chlorhydrate de tétraméthylammonium et du chlorhydrate de pipéridine, tend à

confirmer l'opinion qui se généralise actuellement, à savoir que, pendant la germination, même prolongée, les graines ne perdent pas d'azote.

4° *Graines semées dans du sable additionné d'allylamine. Expérience de courte durée :*

Durée de l'expérience : du 28 juin au 16 juillet 1898.

Poids moyen d'une plante........................ $19^{mgr},16$

Dosage de l'azote d'une plante :

Poids de substance prélevé........................ 115^{mgr}
Volume d'azote recueilli........................ $7^{cc},1$
$T = 18°$.
Pr. atm. $= 756^{mm}$.

Le poids d'azote renfermé dans une plante est par suite :

$$P = 1^{mgr},53.$$

Ce chiffre est sensiblement égal à celui trouvé dans la graine.

Résultats. — Dans les expériences qui viennent d'être rapportées, les plantes ayant poussé dans le sol additionné d'eau distillée ont perdu de l'azote tout aussi bien que les autres. Il en résulte que cette perte est une conséquence de la végétation prolongée des plantes en état d'inanition azotée, et non d'une action particulière du substratum. La rapidité avec laquelle se produit cette perte est variable suivant les espèces, puisque le *Cucurbita maxima* l'a accusée dans une végétation de courte durée, tandis que l'*Ipomæa purpurea*, dans les mêmes conditions, ne la présentait pas.

L'une des expériences, effectuées avec l'*Ipomæa purpurea*, dans laquelle les plantes sont restées en état de germination prolongée, et n'ont pas perdu d'azote, rapprochée d'autres précédemment citées, montre que le phénomène de perte est également lié au développement de la plante. Tant que la graine germe, il n'y a aucune perte;

ce stade étant dépassé, de l'azote disparaît, même en l'absence de micro-organismes. On ne peut donc attribuer ce fait qu'à une sorte d'auto-fermentation, comparable jusqu'à un certain point à celle qui se produit pour les matériaux carbonés dans certaines conditions bien déterminées, et qui n'est probablement pour la plante qu'un des prodromes de la mort.

CHAPITRE II

NUTRITION DES ALGUES.

Je me suis proposé, dans cette deuxième partie, d'appliquer aux Algues d'eau douce les recherches de nutrition entreprises avec les Phanérogames, et de rechercher si ces plantes pouvaient aussi puiser l'azote dont elles ont besoin pour se développer dans les amines, les sels d'ammoniums composés et les alcaloïdes.

Étant données les faibles quantités pondérales de substance obtenues par la culture de ces végétaux, ces expériences ne peuvent être que purement qualitatives, et on doit se borner à faire mention des succès ou des insuccès, sans chercher à établir les proportions d'azote assimilées.

La nutrition normale des Algues d'eau douce a été étudiée tout récemment par plusieurs auteurs, notamment par Molisch (1), qui a donné la formule suivante d'un milieu nutritif convenant à leur développement :

Eau distillée..............	1000	Sulfate de chaux..........	0,20
Azotate de potasse.........	0,20	Sulfate de fer..............	trace
Phosphate de potasse......	0,20	Carbonate de chaux, q. s. pour neutraliser.	
Sulfate de magnésie........	0,20		

Je me suis inspiré des travaux de Molisch pour établir un liquide de culture type et ses diverses modifications. De plus,

(1) Molisch, *Die Ernährung der Algen* (*Süsswasseralgen*) (*Sitzungb. der K. K. Akad. der Wissench.*, Wien, 1895 et 1896).

devant remplacer dans les divers milieux de culture l'azote nitrique par de l'azote organique, et voulant que cet azote fût en quantité égale dans tous les milieux, j'ai calculé la quantité de chaque amine, sel d'ammonium ou alcaloïde qu'il fallait introduire à l'état de chlorhydrate dans chaque liquide pour leur conserver à tous une teneur égale en azote.

Comme l'emploi de chlorhydrate modifiait par l'apport du chlore la formule de Molisch, j'ai ajouté au liquide type la quantité de chlorure de potassium dont le chlore correspondait à celui introduit dans les autres liquides. Enfin, chacun des derniers milieux a reçu, en supplément, $0^{gr},20$ de sulfate de potasse pour compenser partiellement la potasse qui avait été enlevée par la suppression de l'azotate de potasse.

Voici, du reste, résumées en tableau, les formules de ces divers liquides de culture.

LIQUIDES A BASE DE :	Eau distillée.	Azotate de potasse.	Phosphate de potasse.	Sulfate de magnésie.	Sulfate de chaux.	Sulfate de fer.	Chlorhydrate de l'amine.	Sulfate de potasse.	Chlorure de potassium.	Carbonate de chaux.
Type	1000	0,200	0,200	0,200	0,200	trace	»	»	0,372	Q. S. pour neutraliser
Triméthylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,477	0,200	»	q. s
Diéthylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,547	0,200	»	q. s.
Propylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,477	0,200	»	q. s.
Isobutylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,547	0,200	»	q. s.
Amylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,607	0,200	»	q. s.
Allylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,521	0,200	»	q. s.
Benzylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,716	0,200	»	q. s.
Pyridine	1000	»	0,200	0,200	0 200	—	0,643	0,200	»	q. s.
Naphtylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,896	0,200	»	q. s.
Diphénylamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,926	0,200	»	q. s.
Glycolamine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,557	0,200	»	q. s.
Bétaïne	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,856	0,200	»	q. s.
Tétraméthylammonium	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,547	0,200	»	q. s.
Tétraéthylammonium	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,846	0,200	»	q. s.
Cocaïne	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	1,696	0,200	»	q. s.
Quinine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	0,930	0,200	»	q. s.
Morphine	1000	»	0,200	0,200	0,200	—	1,875	0,200	»	q. s.

150 c.c. de chacune de ces solutions sont introduits dans des fioles d'Erlenmeyer bouchées avec un tampon de coton, et ces fioles sont ensuite stérilisées à l'autoclave à 120°.

Les précautions suivantes ont, du reste, été observées dans la préparation de ces liquides :

Les sels ont été préparés avec toutes les garanties de pureté désirables et soumis ensuite à plusieurs recristallisations dans l'alcool absolu. L'eau distillée a été redistillée avec le plus grand soin, de façon que le produit final ne contînt aucune trace d'élément étranger.

Ainsi préparés, les flacons, contenant les liquides de culture, ont été ensemencés avec toutes les précautions usitées en bactériologie, à l'aide d'un fil de platine préalablement flambé, et portant une trace d'une culture pure des Algues à expérimenter.

Les cultures d'Algues exigeant un temps relativement long pour leur complet développement (environ deux mois), l'expérience doit avoir une durée assez prolongée.

Expérience I. — Ce premier essai a été effectué à l'aide de *Protococcus viridis*.

Le 20 février 1897, une série de flacons, préparés comme il est dit plus haut, ont été ensemencés avec une trace d'une culture pure de cette Algue. Ces flacons ont été ensuite abandonnés près d'une fenêtre, à la température ordinaire.

Très rapidement (en trois ou quatre jours), les Algues, déposées comme semence dans les fioles contenant les liquides à base de naphtylamine et de diphénylamine, sont mortes. Celles des fioles contenant des liquides à base d'alcaloïdes ne tardent pas à périr également, ainsi que celles des fioles à base de sels d'ammoniums composés, puis, un peu plus tard, celles des fioles contenant de la bétaïne et de la glycolamine.

Au bout de quinze jours, il est possible de noter un commencement manifeste de développement des Algues dans les autres flacons. Seules, les cultures faites dans la benzylamine et l'allylamine semblent bouder, bien que les cellules constituant la semence soient encore vertes.

Au bout d'un mois, on peut apercevoir, sur les parois des vases et à la surface des liquides qu'ils renferment, un

notable développement d'Algues. Ce phénomène commence à se manifester également dans les liquides à base de benzylamine et d'allylamine.

L'expérience est arrêtée au bout de deux mois, avec une abondante végétation dans la plupart des fioles, c'est-à-dire dans celles contenant de la triméthylamine, diéthylamine, propylamine, butylamine, amylamine, benzylamine et pyridine. Dans la fiole contenant de l'allylamine, les Algues ont poussé, quoique peu abondamment.

Expérience II. — Commencée le 24 avril 1897, cette expérience a été exécutée avec des filaments d'une Conjuguée très commune, le *Mesocarpus pleurocarpus*. Les résultats fournis par cette deuxième expérience sont identiques à ceux de la première.

On a pu noter une mort rapide des filaments ensemencés dans les liquides à base de naphtylamine, diphénylamine, alcaloïdes, sels d'ammoniums composés, bétaïne et glycolamine, et un développement tardif dans la benzylamine et l'allylamine. Les Algues y ont néanmoins poussé et, finalement, la multiplication des filaments a été observée dans les liquides à base de triméthylamine, diéthylamine, propylamine, isobutylamine, amylamine, benzylamine, allylamine et pyridine.

Dans les fioles contenant les termes inférieurs de la série des amines, le développement des Algues a été tel que, au bout de deux mois, ces fioles étaient entièrement remplies par leurs filaments.

Expérience III. — Effectuée avec une Oscillaire, cette expérience a été de longue durée (28 octobre 1897-16 février 1898).

Plus résistantes que les espèces précédentes, les Oscillaires se sont développées dans quelques liquides où les autres Algues n'avaient pu croître.

On a pu obtenir une abondante récolte dans les liquides à base de triméthylamine, propylamine, isobutylamine, amylamine, pyridine, et une culture moins belle dans la diéthyl-

amine et l'allylamine, ainsi que dans la bétaïne, la glycolamine et les sels d'ammoniums composés.

Les Algues ne se sont pas développées dans la benzylamine, et elles ont péri rapidement au contact des milieux renfermant de la naphtylamine, de la diphénylamine et des sels d'alcaloïdes.

Résultats. — Ces expériences montrent que les Algues d'eau douce se comportent, vis-à-vis des substances azotées organiques (amines, sels d'ammoniums composés et alcaloïdes) de la même manière que les plantes phanérogames. Elles peuvent assimiler l'azote qui leur est présenté sous cette forme, quand les composés azotés sont des amines dont le radical substitué est à exposant peu élevé.

Moins difficiles que les Phanérogames, elles ont pu emprunter l'azote qui leur est nécessaire à la benzylamine, à l'allylamine et à la pyridine.

Certaines d'entre elles, les Oscillaires, réputées déjà pour leur rusticité, ont pu même extraire cet azote d'amines à formule atomique complexe : bétaïne et glycolamine, et de sels d'ammoniums composés.

Enfin, la naphtylamine et la diphénylamine sont puissamment toxiques, et les alcaloïdes sont impropres à assurer la nutrition azotée des Algues.

CHAPITRE III

NUTRITION DES CHAMPIGNONS.

Les expériences de nutrition faites avec les Champignons sont généralement instructives, d'abord parce que ces plantes poussent avec une telle rapidité que les causes d'erreurs extérieures sont notablement diminuées; ensuite parce que le poids des spores, apportées comme semence, peut être considéré comme nul.

Il en résulte que les Champignons peuvent servir de moyen indirect d'analyse pour apprécier la plus ou moins grande facilité avec laquelle les matériaux nutritifs sont assimilables. Il suffit pour cela de préparer des milieux nutritifs de *composition élémentaire constante* et égale à celle d'un type déjà connu.

Les poids de Champignons, obtenus à la fin de l'expérience, sont entre eux dans les mêmes proportions que les pouvoirs nutritifs des milieux en présence.

Or on possède, depuis les recherches de Raulin, un liquide type dans lequel on obtient le rendement maximum d'une Mucédinée, l'*Aspergillus niger*. Ce liquide réussit également bien pour la culture d'une autre Moisissure, le *Penicillium glaucum*.

Il était donc tout indiqué de prendre comme base de recherches le liquide de Raulin, et d'opérer avec les deux Champignons susceptibles de s'y développer avec le maximum d'intensité.

J'ai donc calculé les formules de milieux nutritifs, modifications du liquide de Raulin, dans lesquels l'azote minéral et ammoniacal serait remplacé par de l'azote sous forme de combinaisons aminées ou alcaloïdiques, ainsi qu'il a été fait pour les Phanérogames et les Algues.

Les quantités de chlorhydrates d'amines ou d'alcaloïdes, introduites dans les divers liquides, ont été calculées de telle sorte que l'azote qu'ils renfermaient fût en quantité constante et égale à celle du liquide type de Raulin.

Pour compenser le chlore, introduit sous forme d'acide chlorhydrique, j'ai ajouté au liquide type de Raulin la quantité de chlorure de potassium correspondante.

Le potassium, ainsi surajouté au liquide de Raulin modifié, a été compensé dans tous les autres liquides par l'addition de la quantité correspondante de tartrate neutre de potasse, et l'acide tartrique, provenant de ce tartrate, diminué sur la quantité d'acide tartrique libre introduit dans la formule primitive.

ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. VII. Nos 2 à 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOMES VII. — Nos 2 à 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
—
1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en février 1899.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

L'addition de sels d'amines, d'ammoniums composés ou d'alcaloïdes, entraîne également, dans les divers milieux, l'apport d'un excès de carbone. Cet excès a été calculé et, après avoir été rapporté au sucre, diminué sur la quantité de cette substance existant dans la formule de Raulin.

De la sorte, tous les liquides présentent, quant aux éléments nutritifs, une composition élémentaire rigoureusement la même.

Les résultats des expériences seront donc comparables entre eux, et, des poids finaux des Champignons, on pourra conclure au degré d'assimilabilité, par ces végétaux, des divers produits expérimentés.

Voici, résumées en tableau, les formules des différents liquides de culture :

SUBSTANCES entrant dans la formule. ↓ / LIQUIDES à base de : →	RAULIN MODIFIÉ	SANS AZOTE	MONOMÉTHYLAMINE	DIMÉTHYLAMINE	TRIMÉTHYLAMINE	DIÉTHYLAMINE	PROPYLAMINE	ISOBUTYLAMINE	AMYLAMINE	BENZYLAMINE	ALLYLAMINE	NAPHTYLAMINE	DIPHÉNYLAMINE	BÉTAÏNE	GLYCOLAMINE	PYRIDINE	PIPÉRIDINE	LEUCINE	TÉTRAMÉTHYLAMMONIUM	TÉTRAÉTHYLAMMONIUM	CAFÉINE	COCAÏNE	QUININE	MORPHINE
Eau distillée	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500
Sucre candi	70	70	66,80	63,69	60,28	57,18	60,28	57,18	65,50	64,19	60,367	37,93	31,53	53.97	63,69	56,00	53,97	50,76	57,18	44,35	63,59	15,49	37,95	15,52
Acide tartrique	8,45	8,45	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	8,45	»	»	»	»	»	»
Tartrate neutre de potasse	»	»	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13 76	13,76	13,76	13,76	»	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76	13,76
Nitrate d'ammoniaque	4,50	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Phosphate de potasse	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60
Carbonate de magnésie	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0 40	0 40	0,40	0,40	0,40
Sulfate de potasse	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25
Sulfate de zinc	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07
Sulfate de fer	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07
Silicate de potasse	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0 07	0,07	0,07	0,07
Chlorhydr. de l'amine employée	»	»	7,60	9,025	10,75	12,32	10,75	12,32	13,90	16,14	10,535	20,20	23,12	19,26	12,54	13 014	9,56	14,74	12,82	18,62	6,48	38,20	20,95	42,24
Chlorure de potassium	8,40	8,40	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	8,40	»	»	»	»	»	»

Les expériences ont été faites de la manière suivante :

150 centimètres cubes de chacune de ces solutions sont introduits dans des cristallisoirs de forme large, de façon que le liquide ne présente pas une épaisseur de plus de 2 centimètres. Ces cristallisoirs sont recouverts par une lame de verre rodée ou par un autre cristallisoir renversé, et le tout est stérilisé à l'autoclave à 120°.

Les spores des Champignons, prélevées sur une culture pure à l'aide d'une aiguille de platine flambée, sont introduites dans les divers liquides, et les cultures sont disposées à l'étuve à 35°.

Lorsque le développement des Champignons ne paraît plus faire de progrès et que leur sporulation est complète dans le liquide type, l'expérience est arrêtée.

Le contenu des cristallisoirs est versé sur des filtres tarés, lavés au préalable à l'eau distillée. Lorsque tout le liquide est écoulé, on lave le Champignon resté sur le filtre avec de l'eau distillée ; finalement les filtres sont séchés à l'étuve et pesés.

Voici les résultats des expériences :

Aspergillus niger.

Le 12 novembre 1896, j'ai disposé une série de cristallisoirs contenant des liquides nutritifs préparés comme l'indique le tableau précédent, et je les ai ensemencés avec quelques spores d'*Aspergillus niger*.

Le développement du Champignon s'est effectué avec régularité, et, le 23 novembre (11 jours après), l'expérience a été arrêtée.

Les Champignons ont été recueillis sur des filtres tarés, lavés, séchés et pesés.

On a obtenu les poids suivants, qui sont comparés au poids obtenu avec le liquide type sans azote.

LIQUIDES A BASE DE :	POIDS de Champignon recueilli (en grammes).	GAIN sur liquide sans azote (en grammes).	PERTE sur liquide sans azote (en grammes).
Sans azote	0,040	»	»
Raulin modifié	5,505	5,465	»
Monométhylamine	4,733	4,693	»
Diméthylamine	4,213	4,173	»
Triméthylamine	2,585	2,545	»
Diéthylamine	2,790	2,750	»
Propylamine	3,453	3,413	»
Isobutylamine	2,118	2,078	»
Amylamine	3,233	3,193	»
Allylamine	2,282	2,242	»
Benzylamine	0,137	0,097	»
Naphtylamine	»	»	0,040
Diphénylamine	»	»	0,040
Pyridine	0,027	»	0,013
Glycolamine	0,187	0,147	»
Bétaïne	1,255	1,215	»
Tétraméthylammonium	0,039	»	0,001
Tétraéthylammonium	0,091	0,051	»
Caféine	0,042	0,002	»
Quinine	0,030	»	0,010
Cocaïne	0,015	»	0,025
Morphine	0,003	»	0,037
Pipéridine	»	»	0,040

J'ai ensuite essayé les liquides de culture au point de vue de la fermentation ammoniacale par le réactif de Nessler. Quelques-uns de ces liquides ont donné un très léger précipité rouge-brique par le réactif, indice de la présence de sels ammoniacaux ; mais ce fait est loin d'être constant, et la plupart des liquides ne l'ont pas donné.

Cette légère fermentation doit être évidemment attribuée à ce que certains Champignons qui s'étaient développés avec rapidité avaient, à la fin de l'expérience, subi une légère altération de quelques filaments à la suite de l'épuisement du milieu nutritif.

Un certain nombre de liquides, pris au hasard, ont été également, à la fin de l'expérience, l'objet d'un examen bactériologique, afin de rechercher s'il s'y était produit un développement de bactéries susceptibles de modifier les conditions de vie des cultures. Cet examen a donné des résultats négatifs.

Il y a lieu de noter également ce fait que, dans les liquides où les Champignons se sont développés avec peine, sans pouvoir utiliser l'azote organique qui leur était offert, ces organismes se sont développés en affectant la forme levure.

Enfin, plusieurs autres séries de cultures, faites avec les mêmes liquides, stérilisés ou non au préalable, ont donné des résultats absolument de même ordre. Je ne les mentionnerai, par suite, pas en détail.

Penicillium glaucum.

Le 24 novembre 1896, une autre série de liquides nutritifs a été ensemencée avec des spores de *Penicillium glaucum*. L'expérience a pris fin le 9 décembre (15 jours après). Voici les poids de Champignons obtenus.

LIQUIDES A BASE DE :	POIDS de Champignon obtenu (en grammes).	GAIN sur liquide sans azote (en grammes).	PERTE sur liquide sans azote (en grammes).
Sans azote	0,030	»	»
Monométhylamine	3,658	3,628	»
Diméthylamine	3,099	3,069	»
Triméthylamine	2,750	2,720	»
Diéthylamine	2,088	2,058	»
Propylamine	2,963	2,933	»
Isobutylamine	1,810	1,780	»
Amylamine	2,678	2,648	»
Benzylamine	»	»	0,030
Naphtylamine	»	»	0,030
Diphénylamine	»	»	0,030
Pyridine	0,013	»	0,017
Glycolamine	2,330	2,300	»
Bétaïne	0,620	0,590	»
Leucine	1,300	1,270	»
Tétraméthylammonium	0,006	»	0,024
Tétraéthylammonium	0,018	»	0,012
Caféine	0,045	0,015	»
Cocaïne	0,010	»	0,020
Quinine	0,030	0	0
Morphine	0,002	»	0,028

Il y a lieu de répéter les mêmes remarques que dans les expériences sur l'*Aspergillus*, au point de vue de l'absence

de bactéries et de la forme levure affectée par les filaments mycéliens du Champignon dans les liquides nutritifs pauvres en azote assimilable.

Remarques générales.

Si l'on rapproche les résultats obtenus avec le *Penicillium* et l'*Aspergillus*, on voit que les quantités de Champignons recueillis dans les deux cas sont dans des proportions semblables, relativement les unes aux autres.

De même que les Phanérogames et les Algues, les Champignons peuvent puiser l'azote qui leur est nécessaire dans des combinaisons azotées organiques de l'ordre des amines, pourvu, toutefois, que le radical substitué à l'hydrogène dans ces composés ne possède pas un exposant trop élevé.

Les amines phénoliques (naphtylamine et diphénylamine) n'ont permis aucun développement de Champignons dans les liquides renfermant leur azote à cet état.

La benzylamine s'est montrée un aliment très médiocre ; quant aux sels d'ammoniums composés et aux alcaloïdes, ils n'ont pas non plus donné de bons résultats.

Si maintenant l'on compare entre eux les poids de Champignons obtenus avec les divers milieux et qu'on les rapproche de la composition des divers sels azotés mis en présence, on pourra constater les faits suivants :

Plus la grandeur moléculaire du radical substitué à l'hydrogène dans les amines est élevée, moins le rendement en Champignons est important.

Si l'on rapproche l'un de l'autre les poids de Champignons obtenus dans des liquides qui proviennent de la substitution du même radical à 1, 2 ou 3 H, par exemple les trois méthylamines, on verra que toujours c'est l'amine qui n'a qu'*un H substitué* qui donne le plus fort rendement ; vient ensuite le liquide contenant l'amine à deux radicaux substitués, et, en dernier lieu, celui contenant l'amine à trois radicaux substitués. On a de plus remarqué que la substitution d'un quatrième radical, dont l'effet était la transfor-

mation du corps primitif en sel d'ammonium composé, rendait ce corps impropre à la nutrition azotée des Champignons.

Enfin, si l'on rapproche les résultats obtenus avec des liquides renfermant des amines dont la formule brute soit la même, mais provenant de la substitution à l'hydrogène, l'une de un radical seulement, l'autre de plusieurs radicaux de grandeur moléculaire moins élevée, par exemple la propylamine et la triméthylamine, c'est le liquide renfermant l'amine à un seul radical substitué qui donnera le plus fort rendement.

On peut considérer ces divers résultats comme définissant le pouvoir nutritif des amines et des composés similaires vis-à-vis des Champignons.

Il est malheureusement à peu près impossible de les appliquer aux autres plantes, car leurs besoins d'azote sont beaucoup trop inférieurs à ceux des Champignons et, par suite, laissent trop de prise aux causes d'erreur.

CHAPITRE IV

RÔLE JOUÉ VIS-A-VIS DES VÉGÉTAUX PAR LES AMINES QUI, EMPLOYÉES SEULES, NE PEUVENT SERVIR A LEUR NUTRITION, ET PAR LES ALCALOÏDES.

Expériences préliminaires.

Les recherches exposées dans les chapitres précédents ont montré que certaines amines : naphtylamine, diphénylamine, pyridine, etc., les sels d'ammoniums composés et les alcaloïdes, placés comme aliment azoté dans une solution nutritive qui ne contient cet élément sous aucune autre forme, ne peuvent servir comme source d'azote assimilable par les végétaux.

Je me suis proposé, dans les expériences qui vont suivre, de chercher comment ces substances se comportaient

exactement vis-à-vis des plantes, et de préciser leur mode d'action : *sont-elles* TOXIQUES, ou *simplement* INASSIMILABLES, ou bien *peut-on les faire* ABSORBER *par la plante à l'aide de certains artifices ?*

L'emploi des Champignons était tout indiqué pour ces recherches : la rapidité de leur croissance, le poids initial de la semence qui peut être considéré comme nul, enfin leurs besoins considérables d'azote, permettent d'apporter dans l'étude de cette question une précision beaucoup plus grande que celle qu'on pourrait atteindre avec toute autre plante.

Pour savoir si les amines dont il s'agit ici et les alcaloïdes sont toxiques, il suffisait d'une expérience très simple :

Dans des liquides nutritifs composés suivant une formule donnée, celle de Raulin par exemple, on introduit une certaine quantité des sels d'amines ou d'alcaloïdes à étudier et on y sème quelques spores de Champignons; les solutions sont mises à l'étuve, et on suit la marche de la végétation.

Cet essai a été fait avec la série suivante de milieux :

1. Liquide de Raulin type (terme de comparaison), 150^{cc}.
2. — type, 150^{cc} + chlorhydrate de morphine, 0^{gr},50.
3. — — + chlorhydrate de cocaïne, 0^{gr},50.
4. — — + chlorhydrate de quinine, 0^{gr},50.
5. — — + chlorhydrate de diphénylamine, 0^{gr},50.
6. — — + chlorhydrate de naphtylamine, 0^{gr},50.
7. — — + chlorhydrate de pyridine, 0^{gr},50.
8. — — + chlorhydrate de tétraméthylammonium, 0^{gr},50.
9. — — + chlorhydrate de tétraéthylammonium, 0^{gr},50.

Le 27 janvier 1897, ces différents liquides, ensemencés de quelques spores d'*Aspergillus niger*, ont été placés à l'étuve à 35°. L'expérience a été arrêtée le 10 février.

Le contenu des divers cristallisoirs a été jeté sur des filtres tarés; les Champignons restés sur les filtres ont été lavés à l'eau distillée, puis séchés et pesés.

Un accident arrivé pendant le lavage des Champignons

m'a empêché d'avoir, dans la première expérience, la quantité exacte d'*Aspergillus*, qui avait poussé dans le liquide à base de pyridine, où cependant s'était produit un beau développement de cette Mucédinée.

Voici les poids de Champignons obtenus dans les diverses cultures :

Expérience I.

LIQUIDES.	POIDS de Champignons (grammes).	GAIN sur le type (grammes).	PERTE sur le type (grammes).
Raulin type	1,375	»	»
Raulin + morphine	1,580	0,205	»
Raulin + cocaïne	2,170	0,795	»
Raulin + quinine	1,598	0,243	»
Raulin + diphénylamine	0	»	1,375
Raulin + naphtylamine	0	»	1,375

Expérience II.

LIQUIDES	POIDS de Champignons (grammes).	GAIN sur le type (grammes).	PERTE sur le type (grammes).
Raulin type	1,363	»	»
Raulin + tétraméthylammonium	1,822	0,459	»
Raulin + tétraéthylammonium	1,483	0,120	»
Raulin + pyridine	1,995	0,632	»

Ces expériences montrent que la naphtylamine et la diphénylamine sont réellement toxiques pour l'*Aspergillus*, puisqu'elles ont arrêté son développement dans un liquide de Raulin normal.

D'autre part, la pyridine et les alcaloïdes, ainsi que les sels d'ammoniums composés, lorsqu'ils étaient ajoutés à un liquide nutritif comme seule source d'azote, n'ont donné lieu à aucun développement de Champignons. Mais,

ajoutés supplémentairement à un liquide nutritif complet, ils n'ont pas arrêté ce développement. Ce résultat montre que ces substances ne sont pas toxiques pour l'*Aspergillus*. Si, dans les expériences primitives, alors qu'elles étaient la seule source d'azote du milieu nutritif, le Champignon ne s'est pas développé, c'est simplement parce qu'il n'a pas pu, par ses propres moyens, détruire la molécule des composés azotés et s'emparer de leur azote.

Si l'on considère en outre les poids d'*Aspergillus* obtenus dans les séries d'expériences précédentes et qu'on les rapproche des poids fournis par les liquides types, on voit que les milieux renfermant des sels d'ammoniums composés, de la pyridine et des alcaloïdes ont fourni un rendement plus élevé que le type.

Ceci permettrait de supposer que *si ces substances employées seules ne peuvent céder leur azote à la plante, elles pourraient bien être assimilées* EN PRÉSENCE D'AZOTE MINÉRAL. Ce dernier agirait alors par lui-même comme aliment directement assimilable, puis COMME MOYEN D'ENTRAÎNEMENT vis-à-vis de l'azote organique, inassimilable lorsqu'il était seul.

D'autres expériences plus précises vont permettre de vérifier cette hypothèse.

Expériences définitives.

Ces expériences ont été faites en deux séries distinctes, l'une portant sur les amines (naphtylamine, diphénylamine, pyridine), l'autre sur les alcaloïdes.

I. — AMINES.

Ces expériences ont porté sur la diphénylamine, la naphtylamine et la pyridine, qui s'étaient jusqu'ici montrées impropres à la nutrition azotée des Champignons.

Pour définir le rôle exact joué par ces substances vis-à-vis des Champignons, j'ai préparé du liquide de Raulin

auquel j'ai ajouté des quantités déterminées de ces amines, ainsi qu'il est indiqué dans le tableau ci-après :

1. Liquide de Raulin type, 150^{cc}.
2. — type, 150^{cc} + chlorhydrate de diphénylamine, 0^{gr},20.
3. — — + — 0^{gr},10.
4. — — + chlorhydrate de naphtylamine, 0^{gr},20.
5. — — + — 0^{gr},10.
6. — — + chlorhydrate de pyridine, 0^{gr},20.

150 centimètres cubes de chacun de ces liquides ont été disposés dans des cristallisoirs fermant exactement, et le tout a été stérilisé à l'autoclave à 120°.

Chaque cristallisoir a ensuite reçu quelques spores d'*Aspergillus niger*. Cette opération a été effectuée le 24 avril 1897. Les milieux ainsi préparés ont été placés dans une étuve à 35° et abandonnés jusqu'au 6 mai.

Le contenu des cristallisoirs est alors jeté sur des filtres tarés ; les Champignons restés sur les filtres sont lavés avec soin à l'eau distillée, les eaux de lavage réunies aux liquides de culture, et les Champignons séchés à l'étuve dans les filtres et pesés après dessiccation.

Voici les quantités de Champignons obtenues :

LIQUIDES	POIDS de Champignons (grammes).	GAIN sur liquide type (grammes).	PERTE sur liquide type (grammes).
1. Type	0,990	»	»
2. Diphénylamine, 0^{gr},20	0	»	0,990
3. — 0^{gr},10	0	»	0,990
4. Naphtylamine, 0^{gr},20	0	»	0,990
5. — 0^{gr},10	0,108	»	0,882
6. Pyridine, 0^{gr},20	1,132	0,142	»

Ces résultats montrent nettement le rôle *toxique* joué, vis-à-vis de l'*Aspergillus*, par la diphénylamine et la naphtylamine, même employées à faible dose (0,07 p. 100).

Quant à la pyridine, elle a donné un poids de Champignons supérieur à celui fourni par le liquide de Raulin type,

employé dans les mêmes conditions de température, de dilution et de durée.

Il y avait donc lieu de supposer qu'une partie ou même la totalité du chlorhydrate de pyridine avait été absorbée par le Champignon qui s'en serait servi pour augmenter sa masse.

Pour vérifier cette hypothèse, il suffisait de doser dans le liquide de culture et les eaux de lavage la quantité de chlorhydrate de pyridine restant en solution.

Le procédé de dosage le plus précis consistait à précipiter la pyridine à l'état d'iodo-mercurate par l'iodure double de mercure et de potassium et à y doser l'azote par la méthode de Dumas. Du poids de l'azote, on déduit facilement la quantité de chlorhydrate de pyridine restant dans la liqueur.

Malheureusement, il faut, pour cet essai, un poids d'iodo-mercurate relativement considérable, et en tout cas notablement supérieur à celui obtenu par la précipitation du liquide de culture. J'ai eu alors recours à l'artifice suivant :

$0^{gr},20$ de chlorhydrate de pyridine (poids égal à celui mis en expérience) ont été dissous dans 150 centimètres cubes d'eau distillée (volume égal à celui mis en expérience), et précipités par l'iodure double de mercure et de potassium. Le précipité, recueilli sur un filtre taré, a été lavé, séché et pesé. Par comparaison du poids d'iodo-mercurate obtenu dans ces conditions avec celui obtenu par précipitation du liquide de culture, on peut déduire, avec une approximation suffisante, la quantité de chlorhydrate de pyridine restant dans la liqueur, et, par suite, celle absorbée par le Champignon.

Voici les résultats de ces expériences :

Poids d'iodo-mercurate obtenu avec $0^{gr},20$ de chlorhydrate de pyridine	$0^{gr},932$
Poids d'iodo-mercurate obtenu avec le liquide de culture	$0^{gr},385$

Ceci correspond à $\frac{0,20 \times 0,385}{0,932} = 0^{gr},082$ de chlorhydrate de pyridine restant dans la liqueur.

Il y a donc eu

$$0,20 - 0,082 = 0^{gr},118$$

de sel de pyridine assimilé.

Donc, si la pyridine n'est pas assimilable directement, elle peut le devenir si, dans le liquide de culture, on ajoute de l'azotate d'ammoniaque. Le sel ammoniacal, ainsi introduit, agit pour son propre compte comme source d'azote directement assimilable, et, de plus, il opère une sorte d'entraînement du chlorhydrate de pyridine, qui peut alors être assimilé par le Champignon, alors que seul il ne pouvait pas l'être.

II. — Alcaloïdes.

Les résultats obtenus dans les recherches préliminaires ont montré que, tandis que les alcaloïdes *seuls* ne pouvaient servir à la nutrition azotée des Champignons, ces organismes se développaient avec vigueur si on les mettait en présence d'un milieu nutritif contenant, outre les alcaloïdes, de l'azotate d'ammoniaque.

A l'examen final, on a constaté que le poids de Champignon obtenu dans de tels milieux était supérieur à celui recueilli dans le liquide type de Raulin.

En rapprochant ces résultats de ceux observés avec le chlorhydrate de pyridine, il était permis de se demander s'il n'y avait pas là des faits analogues à ceux que l'on a constatés avec ce sel.

J'ai donc fait, avec les alcaloïdes, plusieurs séries d'expériences du même ordre que celles faites avec les amines inassimilables directement, mais en prenant cette précaution de calculer les formules des milieux de telle sorte que l'azote apporté en supplément, sous forme de sels d'alcaloïdes, fût constant pour tous les milieux.

Un liquide de Raulin type servira de comparaison. De plus, comme l'apport dans tous les liquides de culture de

composés sous forme de chlorhydrates y détermine un excédent de chlore par rapport au type, il a été surajouté au liquide de Raulin la quantité de chlorure de potassium correspondant à cet excès de chlore.

L'excès de potassium, introduit sous cette forme dans le liquide type, a été compensé dans les autres liquides par la quantité de carbonate de potasse correspondant à ce poids. Il se forme ainsi du tartrate de potasse, mais toutes les expériences antérieures ont montré que ce sel s'assimilait aussi bien que l'acide tartrique.

Voici les formules de ces divers liquides :

A. *Liquide type.* — Liquide de Raulin 150 c.c.; chlorure de potassium $0^{gr},42$.

B. *Liquide à base de morphine.* — Liquide de Raulin 150 c.c.; carbonate de potasse $0^{gr},389$; chlorhydrate de morphine $2^{gr},112$.

C. *Liquide à base de cocaïne.* — Liquide de Raulin 150 c.c.; carbonate de potasse $0^{gr},389$; chlorhydrate de cocaïne $1^{gr},910$.

D. *Liquide à base de quinine.* — Liquide de Raulin 150 c.c.; carbonate de potasse $0^{gr},389$; chlorhydrate de quinine $1^{gr},050$.

1re série d'expériences. — Le 15 février 1897, 150 c.c. de chacun des liquides précédents ont été introduits dans des cristallisoirs fermés exactement par un disque de verre rodé et stérilisés à l'autoclave à 120°.

Ils ont été ensuite ensemencés avec quelques spores d'une culture pure d'*Aspergillus niger*, prélevée au moyen d'une aiguille de platine flambée. Les cultures ont été disposées à l'étuve à 35° et abandonnées à elles-mêmes jusqu'au 5 mars.

Les Champignons ont été recueillis sur des filtres tarés, lavés et séchés, puis pesés. Voici les poids obtenus :

LIQUIDES	POIDS de Champignons (grammes).	GAIN sur le liquide type (grammes).
Liquide A (type)...............	1,145	»
— B (morphine).........	2,173	1,028
— C (cocaïne)...........	1,465	0,320
— D (quinine)...........	2,935	1,790

Ces résultats sont du même ordre que ceux des expériences préliminaires. Ils comportent, dans tous les milieux ainsi composés, une augmentation du poids du Champignon par rapport à celui obtenu dans le liquide type.

2e série d'expériences. — Le 9 mars 1897, une nouvelle série de cultures d'*Aspergillus niger* a été faite dans des liquides de même composition. Les liquides avaient été au préalable stérilisés à l'autoclave à 120°. Les cultures ont été abandonnées à l'étuve à 35° jusqu'au 25 mars. Les Champignons ont été recueillis sur des filtres tarés, puis lavés, séchés et pesés.

Les eaux de lavage ont été réunies aux liquides de culture, afin d'y chercher, par l'analyse, s'il y avait eu assimilation des sels d'alcaloïdes.

Voici les poids de Champignons obtenus :

LIQUIDES	POIDS de Champignons (grammes).	GAIN sur le liquide type (grammes).
Liquide A (type)...............	0,890	»
— B (morphine).........	2,144	1,254
— C (cocaïne)...........	1,236	0,346
— D (quinine)...........	2,340	1,450

Ces résultats sont absolument du même ordre que ceux de l'expérience précédente.

Ceci fait, les liquides de culture ont été analysés de la même manière que le liquide à base de pyridine, pour y rechercher la quantité d'alcaloïde restant dans la solution.

Traités par l'iodure double de mercure et de potassium, tous les milieux de culture ont donné un précipité. La précipitation d'iodo-mercurate de morphine s'est effectuée sous forme gélatineuse. Le précipité retenait, par suite, une certaine quantité de sel mercurique qui pourrait être difficilement enlevé par les lavages et risquerait de fausser les résultats.

Je me suis donc borné à faire les recherches sur les milieux de culture à base de cocaïne et de quinine. L'essai a été fait par comparaison, comme dans le cas de la pyridine.

$0^{gr},20$ de chlorhydrate de cocaïne et de chlorhydrate de quinine ont été dissous respectivement dans une quantité d'eau distillée telle que la dilution de cette solution soit sensiblement celle du liquide de culture. Ils ont été précipités par l'iodure double de mercure et de potassium; les précipités, recueillis sur des filtres tarés, ont été lavés, séchés et pesés, et les poids obtenus comparés à ceux obtenus avec les liquides de culture.

I. *Cocaïne :*

Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec $0^{gr},20$ de chlorhydrate de cocaïne........................ $0^{gr},598$
Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec le liquide de culture de l'*Aspergillus*................. $1^{gr},852$

Ce poids correspond à $\frac{0,20 \times 1,852}{0,598} = 0^{gr},619$ de chlorhydrate de cocaïne restant dans la liqueur.

Il en a donc été *absorbé par le Champignon* :

$$1,900 - 0,619 = 1^{gr},291.$$

II. *Quinine :*

Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec $0^{gr},20$ de chlorhydrate de quinine........................ $0^{gr},541$
Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec le liquide de culture................................ $0^{gr},900$

Ce poids correspond à $\frac{0,20 \times 0,900}{0,541} = 0^{gr},332$ de chlorhydrate de quinine restant dans la liqueur.

Il en a donc été *absorbé par le Champignon :*

$$1,050 - 0,332 = 0^{gr},718.$$

3e série d'expériences. — Cette série d'expériences a porté sur les trois liquides : A (type), C (à base de cocaïne), D (à base de quinine).

Ces liquides, contenus dans des cristallisoirs fermés exactement par un disque de verre rodé, ont été stérilisés à l'autoclave à 120° et ensemencés, le 24 avril 1897, avec quelques spores d'*Aspergillus niger.*

Les cultures ont été mises à l'étuve à 35° et l'expérience a pris fin le 6 mai.

Les Champignons ont été recueillis sur des filtres tarés, lavés à l'eau distillée, séchés et pesés. Les eaux de lavage ont été réunies aux liquides de culture afin de les analyser.

Voici les poids de Champignons obtenus :

LIQUIDES	POIDS de Champignons. (Grammes.)	GAIN sur le liquide type. (Grammes.)
Liquide A (type)...............	1,145	»
— C (cocaïne)...........	1,486	0,341
— D (quinine)...........	2,027	0,882

Ces résultats sont encore de même ordre que les précédents.

Les liquides de culture, réunis aux eaux de lavage, ont été précipités par l'iodure double de mercure et de potassium, et les poids de précipités comparés à ceux produits par des poids donnés de chlorhydrates de cocaïne et de quinine, placés dans des conditions de dilution aussi semblables que possible à celles des liquides de culture.

I. *Cocaïne :*

Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec $0^{gr},20$ de chlorhydrate de cocaïne........................ $0^{gr},598$

Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec le liquide de culture............................... $2^{gr},840$

Ce poids correspond à $\frac{0,20 \times 2,840}{0,598} = 0^{gr},949$ de chlorhydrate de cocaïne restant dans la liqueur.

Il en a donc été *absorbé par le Champignon :*

$$1,910 - 0,949 = 0^{gr},961.$$

II. *Quinine :*

Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec $0^{gr},20$ de chlorhydrate de quinine........................$0^{gr},541$
Poids du précipité d'iodo-mercurate obtenu avec le liquide de culture.............................$1^{gr},010$

Ce poids correspond à $\frac{0,20 \times 1,010}{0,541} = 0^{gr},373$ de chlorhydrate de quinine restant dans la liqueur.

Il en a donc été *absorbé par le Champignon :*

$$1,050 - 0,373 = 0^{gr},677.$$

Résultats. — Les expériences qui précèdent fournissent les résultats suivants :

La toxicité, même à très faible dose (0,07 p. 100) des sels de diphénylamine et de naphtylamine est entièrement démontrée.

La pyridine, les sels d'ammoniums composés et les alcaloïdes, que l'on a vus précédemment incapables de suffire seuls à la nutrition azotée des végétaux, ont pu être employés avec succès en présence d'azote assimilable, et cela dans des conditions telles qu'aucun agent extérieur ne soit intervenu.

Des dosages, effectués sur les liquides de culture, ont montré que l'*assimilation de ces substances*, réputées jusqu'ici inassimilables, *était réelle.*

C'est ainsi que, dans un laps de temps de seize jours, j'ai pu faire absorber à de l'*Aspergillus niger* $1^{gr},291$ de chlorhydrate de cocaïne et $0^{gr},718$ de chlorhydrate de quinine ; le résultat de cette absorption a été une augmentation de poids du Champignon, par rapport à celui fourni par 150 c.c. de liquide de Raulin servant de type, de $0^{gr},346$ dans le premier cas, et de $1^{gr},450$ dans le second ; dans les mêmes conditions, le poids fourni par le liquide type avait été de $0^{gr},890$.

Ces faits permettent d'envisager d'une façon nouvelle l'assimilation de l'azote organique, et aussi le rôle des alcaloïdes dans les végétaux.

De plus, la comparaison des poids de Champignons, obtenus avec les divers alcaloïdes employés, montre que la grandeur moléculaire de l'alcaloïde joue le même rôle qu'elle a joué dans le cas de substances directement assimilables. Plus cette grandeur moléculaire est élevée, moins on obtient de Champignons.

CONCLUSIONS.

Les expériences rapportées dans les chapitres précédents mettent en lumière les faits suivants :

On admettait jusqu'ici que certains organismes, bactéries ou algues, pouvaient, soit seuls, soit vivant en symbiose entre eux, ou avec certaines plantes telles que les Légumineuses, fixer l'azote atmosphérique.

Les autres plantes devaient puiser leur azote dans le sol, mais ne pouvaient l'assimiler que s'il était sous forme d'azote nitrique ou ammoniacal (Müntz).

Les résultats expérimentaux signalés plus haut montrent que, *placés dans des conditions d'asepsie aussi rigoureuses que possible*, et de telle sorte que les agents extérieurs ne pussent exercer aucune action, soit fermentescible, soit fixatrice d'azote libre, *les plantes phanérogames peuvent emprunter l'azote qui leur est nécessaire à des composés organiques appartenant à la classe des* AMINES, employés sous forme de sels. *L'assimilation de ces substances peut avoir lieu* SANS QUE LEUR AZOTE AIT SUBI AU PRÉALABLE UNE TRANSFORMATION *en azote nitrique ou ammoniacal*.

Cette assimilation est, en outre, subordonnée à cette condition que *les amines proviennent de la substitution à l'hydrogène de radicaux dont la grandeur moléculaire ne soit pas trop élevée :* c'est ainsi que les méthylamines, par exemple, ont été d'excellentes sources d'azote assimilable, tandis que la benzylamine et la pyridine se sont montrées insuffisantes.

Les amines phénoliques (naphtylamine, diphénylamine, aniline) ont agi comme des toxiques puissants.

Les SELS D'AMMONIUMS COMPOSÉS et d'ALCALOÏDES, employés seuls comme source d'azote, n'ont pu fournir à la plante l'azote qui lui est nécessaire.

On a pu également constater que, *placées dans un milieu nutritif* contenant de l'azote sous forme d'une combinaison aminée ou alcaloïdique *inassimilable*, *les plantes*, après un temps de végétation plus ou moins long, *ont* PERDU *une quantité notable de* LEUR AZOTE INITIAL.

Des expériences entreprises en vue de savoir sous quelle forme disparaît cet azote ont montré que ce corps ne se dégageait ni sous forme de composés nitriques, ni sous forme de composés ammoniacaux. Il n'a donc pu le faire qu'à l'état gazeux.

D'autres expériences ont été effectuées comparativement dans des sols contenant de l'azote sous une forme inassimilable, et dans du sable calciné arrosé uniquement avec de l'eau distillée. Elles ont montré que *les perles d'azote étaient dues non à une action spéciale du milieu*, *mais à des phénomènes de désassimilation*, *comparables jusqu'à un certain point à une auto-fermentation.*

La cause de ce phénomène doit être cherchée dans une végétation prolongée de la plante en état de dénutrition azotée, et la perte d'azote semble être un des prodromes de la mort du végétal.

Quelques expériences, effectuées accidentellement au cours de ce travail, ont du reste permis de contrôler les conclusions de Sachsse, Detmer, Leclerc, Loskowsky et Schlœsing fils; *pendant la germination les graines ne perdent pas d'azote.*

Les ALGUES, placées dans des conditions de culture aussi aseptiques que possible, ont donné les mêmes résultats que les Phanérogames. Elles ont assimilé, dans d'excellentes conditions, l'azote provenant d'amines dans lesquelles la grandeur moléculaire du radical substitué à l'hydrogène n'est pas trop élevée.

Moins difficiles que les Phanérogames, elles ont pu végéter

dans la benzylamine, quoique plus difficilement que dans les autres milieux; enfin, les Oscillaires, bien connues pour leur rusticité, ont pu s'accommoder de produits encore plus complexes.

Dans tous les cas, la transformation préalable de l'azote organique en azote nitrique ou ammoniacal n'a pas eu lieu et peut, par suite, être considérée comme inutile.

Les amines phénoliques se sont montrées douées d'une grande toxicité vis-à-vis des Algues, comme cela avait déjà eu lieu avec les Phanérogames.

Les alcaloïdes, employés seuls comme source d'azote, sont impropres à la nutrition des Algues.

Les expériences relatives à la nutrition des CHAMPIGNONS à l'aide des amines, sels d'ammoniums composés et alcaloïdes, ont fourni des résultats plus précis encore que ceux obtenus avec les Phanérogames et les Algues. Les milieux nutritifs ayant été préparés de façon à avoir une composition élémentaire rigoureusement égale, quelle que soit la source d'azote employée, il a été possible de mesurer en quelque sorte le degré d'assimilabilité des diverses amines employées.

De même que les Phanérogames, les Champignons ont assimilé directement l'azote provenant des amines les moins élevées en grandeur moléculaire avec autant de facilité que s'il s'était agi d'azote nitrique ou ammoniacal.

Les amines phénoliques (naphtylamine, diphénylamine) n'ont donné lieu à aucun développement, de même que les sels d'ammoniums composés et les alcaloïdes.

On a pu également constater que *le poids des Champignons obtenu finalement était d'autant plus élevé que la grandeur moléculaire du radical substitué à l'hydrogène l'était moins.*

De plusieurs amines, provenant de la substitution du même radical à 1, 2 ou 3 H (par exemple les trois méthylamines), employées en quantités telles que le poids d'azote introduit dans les liquides nutritifs soit égal pour toutes ces amines, les autres éléments restant également constants, *c'est l'amine provenant de la substitution de* UN SEUL RADICAL *qui donne* LE PLUS FORT RENDEMENT. Celle à deux radicaux

substitués vient ensuite, et celle à trois radicaux donne la quantité de Champignons la plus faible. (On a vu que la substitution d'un quatrième radical, substitution qui transforme le corps en ammonium composé, rendait ce corps impropre à la nutrition azotée des plantes).

Enfin, *de deux amines possédant la même formule brute*, mais provenant de la substitution à l'hydrogène, l'une d'un seul radical, l'autre de plusieurs radicaux de grandeur moléculaire moindre (exemple : propylamine et triméthylamine), *c'est l'amine provenant de la substitution de* UN RADICAL SEULEMENT *qui donne* LE PLUS FORT RENDEMENT.

Des expériences ultérieures ont montré que la naphtylamine et la diphénylamine sont puissamment toxiques, même à dose très faible (0,07 p. 100).

D'autre part, la *pyridine*, les *sels d'ammoniums composés* et les ALCALOIDES, employés seuls comme source d'azote, n'avaient pu servir à la nutrition des Champignons. *Il n'en est plus de même si on les ajoute à un milieu nutritif contenant de l'azote directement assimilable.*

Celui-ci agit alors comme AGENT D'ENTRAINEMENT, *et on peut arriver à* FAIRE ABSORBER AUX CHAMPIGNONS DES DOSES CONSIDÉRABLES DE CES PRODUITS (jusqu'à $1^{gr},291$ de chlorhydrate de cocaïne et $0^{gr},718$ de chlorhydrate de quinine en seize jours et par 150 c. c. de liquide nutritif de Raulin). Cette absorption d'alcaloïdes s'est traduite par une notable augmentation du poids de Champignons recueillis (quelquefois plus du double).

En outre, des recherches du même ordre, faites avec des liquides nutritifs de composition élémentaire égale, quelle que soit la source d'azote employée, ont montré que *les mêmes règles qui gouvernent l'assimilation des amines gouvernent aussi celle des alcaloïdes* : plus la grandeur moléculaire de l'alcaloïde est élevée, moins il est assimilable.

Dans un autre ordre d'idées, les résultats obtenus avec les amines constituent un nouvel appoint à l'étude des engrais et en particulier des fumiers. On sait que les premiers phé-

nomènes de fermentation des fumiers s'accompagnent de productions importantes d'amines. Il en est de même des marcs de betteraves et de fruits, fréquemment employés comme engrais, et aussi des masses énormes de mollusques ou de poissons de mer répandus, en guise de fumure, dans les champs des régions côtières.

On supposait que l'azote organique, résultant de leur putréfaction, avant d'être assimilé par les plantes, devait être transformé, d'abord en sels ammoniacaux, puis en nitrates par les ferments du sol.

Les expériences faites sur les trois classes de plantes : Phanérogames, Algues, Champignons, montrent qu'une telle succession de transformations est parfaitement inutile, puisque les plantes sont capables d'assimiler les amines inférieures tout aussi bien que les nitrates. Elles expliquent, par suite, la rapidité d'action des fumiers sur la végétation.

De leur côté, les résultats d'assimilation obtenus avec les alcaloïdes, permettent de revenir sur la question du *rôle des alcaloïdes* dans les végétaux.

Rigoureusement inassimilables SEULS, *les alcaloïdes ont pu être* LARGEMENT ABSORBÉS *en présence d'azote directement assimilable*. C'est probablement dans cette voie qu'il faudra chercher la cause des migrations et de la disparition des alcaloïdes dans le corps de la plante à certaines époques de la végétation.

Il est malheureusement regrettable que les besoins d'azote des végétaux phanérogames, très faibles par rapport à ceux des Champignons, ne permettent qu'avec les plus grandes difficultés de faire sur eux de semblables recherches avec toutes les garanties de précision nécessaires.

Mais, comme on a retrouvé dans toute la série végétale la même manière de se comporter des plantes vis-à-vis des amines et des alcaloïdes, un rapprochement des Phanérogames et des Champignons, sous le rapport de l'assimilation des alcaloïdes, peut être envisagé comme possible, et les résultats expérimentaux, rapportés précédemment, semblent autoriser à admettre cette hypothèse comme vraisemblable.

ANATOMIE COMPARÉE
DES GENTIANACÉES

Par M. E. PERROT.

INTRODUCTION

Le but de ce mémoire est de faire connaître les recherches que nous avons entreprises sur la structure anatomique et les affinités des Gentianacées. Notre intention n'est pas pour le moment de faire intervenir nos résultats dans la systématique des espèces ; nous nous contenterons de décrire les particularités histologiques des différents genres, de montrer leurs affinités réciproques et d'énoncer les caractères généraux de la famille.

Il n'est pas douteux que la morphologie interne ne puisse donner, dans beaucoup de cas, d'excellents renseignements pour la classification des espèces ; mais l'importance des résultats qu'elle fournit est encore plus grande, s'il s'agit de chercher à élucider certains problèmes biologiques ou de dégager les relations phylogénétiques des groupes plus élevés.

La constitution anatomique générale des végétaux et les modifications principales de leurs tissus sont aujourd'hui bien connues ; il en est de même de l'anatomie comparée des différents membres des plantes.

Quelques anatomistes accordent à l'histologie une influence prépondérante en taxinomie ; nous n'entrerons pas

ici dans les discussions soulevées à cet égard par les partisans absolus des deux écoles morphologiste et anatomiste, Nous pensons, avec beaucoup de botanistes, que le nombre des monographies anatomiques est encore trop restreint pour qu'il soit possible d'émettre sur ce sujet une opinion suffisamment fondée, mais que les caractères tirés de la morphologie interne doivent s'ajouter aux caractères morphologiques externes dans une classification réellement scientifique.

Il ne suffit donc plus, à notre avis, de faire l'étude comparée d'un organe de la plante, ni de décrire anatomiquement quelques espèces d'une famille : il devient nécessaire d'étendre les recherches à tous les genres d'une même famille. On établira, de cette manière, une sorte de monographie anatomique comparée des différentes parties constitutives de la plante. C'est par là, seulement, que les résultats obtenus pourront rester définitivement acquis ; et, quand de semblables travaux auront embrassé la plupart des familles qui composent les grandes divisions du règne végétal, leur synthèse fournira vraisemblablement l'explication d'un grand nombre de faits intéressants. Il est certain que l'utilité de ces recherches ne sera pas moins grande pour le physiologiste et le biologiste que pour le botaniste classificateur.

Les variations anatomiques ne se manifestent jamais sous l'influence des agents physiques d'une façon identique dans les plantes, car elles ont à lutter contre les tendances héréditaires ; il reste toujours difficile de séparer nettement les caractères adaptationnels des caractères phylétiques, et il nous semble, malgré les résultats acquis déjà, qu'il serait prématuré de formuler une opinion bien tranchée sur cette question.

L'un des botanistes français les plus distingués, Vesque. qui fut, avec Duval-Jouve, le créateur de l'anatomie systématique, dans son mémoire sur les *Caractères des principales familles gamopétales*, laisse complètement de côté les Gen-

tianées. Certains caractères, tels que l'absence de poils sur la feuille, la répartition particulière du sable cristallin d'oxalate de calcium dans les divers organes, n'avaient probablement pas permis à cet éminent botaniste d'obtenir des applications taxinomiques aussi tangibles que dans les familles voisines.

Ce fait attira notre attention, et nous avons entrepris cette étude, encouragé par Vesque lui-même, et surtout par notre excellent maître, M. le professeur Guignard, à qui nous sommes profondément heureux de dédier ce travail, en lui adressant l'expression de notre respectueuse reconnaissance pour ses bienveillants conseils.

ORIGINE DES ÉCHANTILLONS.

L'obligeance de nombreux correspondants nous a permis de nous procurer des échantillons frais des provenances les plus diverses. Nous avons eu, en excellent état, presque toutes les espèces d'Europe ainsi que certaines espèces d'Amérique, de l'Inde, du Japon et même de l'Australie, mais nous n'avons malheureusement rien reçu de l'Afrique australe.

Nous remercions bien sincèrement toutes les personnes qui ont si obligeamment répondu à notre appel et principalement MM. les professeurs *Flahault* de Montpellier, *Lachmann* de Grenoble, *Farlow* de Cambridge, *Ickeno* de Tokio, *Jaccard* de Lausanne, *Haberlandt* de Graz, *Schröter* de Zurich, *de Wettstein* de Prague, ainsi que nos confrères MM. *Chabert*, *Derbez*, *Gadeceau*, *Gautier*, *Saint-Lager*, etc., de France, *Correvon* et *Romieux* de Genève, *Gilg* de Berlin, *H. Mœller* de Lund, *Vrang* d'Upsal, *Theodorescu* d'Iassy, *Prain* de Calcutta, M. le directeur du Jardin botanique de Saint-Pétersbourg, etc.

Ajoutons à cette liste le nom du professeur *F. v. Mueller* qui nous a fait parvenir, quelque temps avant sa mort, une collection presque complète des Gentianées d'Australie. La

plupart des échantillons secs, provenant de l'herbier du Muséum, sont dus à l'obligeance de M. le professeur *Bureau* et à l'amabilité de notre ami *Danguy*, qui a bien voulu nous servir de guide dans les collections de cet établissement; enfin, nous transmettons tout particulièrement notre gratitude à M. *Franchet*, qui s'est desparti, en notre faveur, d'un grand nombre de Gentianées de la Chine, étudiées et classées par ses soins.

TECHNIQUE. — DIVISION DU TRAVAIL.

Les recherches ont porté sur tous les organes de la plante, autant que les échantillons l'ont permis ; dans tous les cas, nous avons toujours pu faire l'histologie de la tige et de la feuille. Toutes les espèces européennes ont été étudiées sur des matériaux frais, de provenances diverses, après contrôle des déterminations de nos correspondants.

Nous diviserons ce travail de la façon suivante :

PREMIÈRE PARTIE
Étude générale des Gentianées.

CHAP. I[er]. — *Morphologie externe comparée.*
§ 1[er]. Organes végétatifs. — § 2. Organes floraux.

CHAP. II. — *Morphologie interne comparée.*
§ 1. Racine. — § 2. Tige souterraine. — § 3. Tige aérienne. — § 4. Pétiole. — § 5. Feuille. — § 6. Pièces florales.

CHAP. III. — *Distribution géographique.*
CHAP. IV. — *Classification.*

DEUXIÈME PARTIE
Description anatomique des genres.

CHAP. I[er]. — Sous-familles des *Gentianoïdées.*
CHAP. II. — des *Menyanthoïdées.*

TROISIÈME PARTIE
Synthèse des résultats.

CHAP. I[er]. — *Caractères anatomiques généraux.*
§ 1. Gentianoïdées. — § 2. Ményanthoïdées.

CHAP. II. — *Considérations générales anatomiques et biologiques.*
CHAP. III. — *Affinités des Gentianacées.*

La première partie renferme l'exposé de toutes nos connaissances, concernant la famille qui nous occupe; les comparaisons anatomiques qui ressortent de l'ensemble de notre travail font seules l'objet d'une description détaillée.

La deuxième partie est entièrement réservée à l'étude anatomique de chaque genre.

La troisième partie comprend le résumé de nos recherches et les aperçus généraux qui en découlent.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE GÉNÉRALE SUR LES GENTIANÉES

Cette première partie est le résumé succinct de nos connaissances sur les Gentianées. Nous avons cru devoir rappeler d'abord brièvement les caractères tirés de la morphologie extérieure; nous exposons ensuite la synthèse des résultats obtenus par l'étude de l'anatomie des genres, qui constitue le deuxième chapitre; et nous terminons par un aperçu de la distribution géographique et un exposé de la classification que nous avons suivie.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE COMPARÉE.

PRINCIPALES INDICATIONS BIBLIOGRAPHIQUES. — *Endlicher*, Gen., p. 599. — *Grisebach*, Gen. et spec. Gent., 1839. — *Grisebach*, in D.C. Prodr., IX, 38. — *D. Don*, in Trans. Linn. Soc., XVII, 503. — *Benth.* et *Hook.*, Gen. Plant., II, 799. — *Progel* in *Martius*, Fl. Brasil., VI, 197. — *Baillon*, Hist. Plant., X, 113. — *Bentham*, Fl. Austral., 369. — *F. v. Müller*, Census, 1889, 151. — *Miguel*, Fl. Ind. Batav., II, 555. — *Clarke* in *Hooker*, Fl. brit. India, IV, 93. — *Grisebach*, Fl. brit. West Indian Iol., 422. — *Boissier*, Fl. Orient., IV, 64. — *A. Gray*, Synopt. Fl. North. Amer., I, 110. — *Franchet* et *Savatier*. Énum. Pl. Japon, I, 322. — *Forbes* et *Hemsley*, Index Fl. chin. in J. of the Linn. Soc., XXVI, 122. — *Engler*, Hochgebirgsflora trop. Afrika, 335. — *Schinz*, in Vierteljarhrschrift d. naturf. Gesellsch. in Zürich, XXXVI, 327. — *Knoblauch*, in Bot. Centralblatt, LX, 1894, 321. — *Eichler*, Blütendiag., I, 245. — *Göbel*, in Ann. Jard. bot. Buitenzorg, IX, 120. — *O. Kuntze*, Revisio Gen., 426. — *Johow*, in Pringsheims Jarh., XVI, 415. — *Gilg* in *Engl.* et *Prantl*, Die Nat. Pfl. Lief., 120-121, p. 50. — *Kusnezow*, sous-genre Eugentiana Kusn., Saint-Pétersbourg, 1894, et Acta Horti Petrop., t. XV, fasc. I, II, 1896, etc.

§ 1er — **Organes végétatifs.**

Les Gentianacées sont rarement des sous-arbrisseaux ou des arbustes, mais presque toujours des herbes annuelles ou

vivaces; dans ce dernier cas, elles possèdent de grosses racines charnues, ou des rhizomes plus ou moins développés.

Les feuilles, jamais stipulées, sont toujours opposées, souvent non pétiolées, amplexicaules ou même connées; dans les petites espèces, les feuilles basilaires sont fréquemment disposées en rosette ou en touffe, et beaucoup plus grandes que les feuilles caulinaires. Chez les Ményanthoïdées, qui diffèrent complètement des Gentianoïdées, les feuilles sont isolées et parfois longuement pétiolées. Quelques espèces sont saprophytes et contiennent encore une faible quantité de chlorophylle (*Obolaria*, *Bartonia*), et leurs feuilles sont réduites à de simples écailles plus ou moins brunâtres; d'autres sont considérées comme complètement privées de chlorophylle (*Cotylanthera*, *Leiphaimos*, *Voyriella*).

La tige est généralement très dure, ligneuse, et glabre comme les feuilles; cependant de nombreuses espèces, et en particulier celles qui croissent en Chine, possèdent des papilles courtes, parfois assez développées, et donnant à la plante une apparence scabre, parfois même un peu velue. Quelques-unes sont volubiles, d'autres sont rampantes ou munies de stolons qui s'enchevêtrent les uns dans les autres, pour former un gazon plus ou moins compact.

Les fleurs régulières hermaphrodites sont isolées et terminales, ou solitaires à l'aisselle d'une bractée, ou réunies en fascicules contractés en fausses ombelles ou capitules, ou enfin plus généralement en cymes bipares plus ou moins serrées, portant fréquemment un grand nombre de fleurs; il peut arriver que les ramifications latérales se terminent en cymes unipares scorpoïdes ou hélicoïdes. Dans les espèces à feuilles nageantes (*Limnanthemum*), il existe des inflorescences cymeuses, sortes de fascicules contractés, qui ont fait l'objet de recherches spéciales de Göbel et R. Wagner (1); cette inflorescence prend naissance à l'aisselle

(1) Göbel, *loc. cit.* — R. Wagner, *Die Morph. des Limn. nymph.* (Bot. Zeitung, 1895, p. 189-205).

d'une feuille qui paraît terminer l'axe. Pour Göbel, il faudrait voir dans cette disposition si particulière une adaptation à la biologie spéciale de ces plantes aquatiques ; la feuille, rapprochée ainsi de l'inflorescence, leur constituerait un appui solide à la surface de l'eau et fournirait plus rapidement les sucs élaborés nécessaires au développement des organes de reproduction.

§ 2. — Organes floraux.

Les fleurs sont régulières, presque toujours construites sur le type 5, avec un ovaire toujours bicarpellé ; on peut rencontrer certaines espèces 4-12-mères. Le *calice*, gamosépale, est plus ou moins profondément découpé en lobes ovales, acuminés ou obtus, à préfloraison souvent imbriquée ; dans le genre *Gentiana*, le calice est fréquemment fendu longitudinalement d'un côté, et les lobes sont réunis à leur base par une membrane mince, incolore (*membr. intracalycinale*).

Les nervures sont souvent proéminentes et forment des côtes plus ou moins aliformes. Parfois, à l'intérieur du calice on trouve des nectaires de formes diverses, généralement en couronne digitée (A, B, fig. 1).

La corolle gamopétale est régulière, sauf chez quelques Héliées et Tachiinées qui présentent une zygomorphie légère ; elle est de forme extrêmement variable, parfois à tube très court, presque dialypétale et rotacée, parfois à tube assez long et infundibuliforme, campanulée, hypocratériforme, etc. Les lobes ont une préfloraison généralement tordue, le bord gauche recouvert ; chez les Ményanthées, les bords de la corolle sont fréquemment réfléchis à l'intérieur, frangés, à préfloraison valvaire (P, fig. 1). La corolle des *Sweertia*, *Pleurogyne*, porte, à la base et à la face supérieure, de nombreux nectaires à bords frangés (C, D, fig. 1) ; les fleurs des *Halenia* ont leurs pétales munis de gibbosités ou de véritables éperons nectarifères (M, fig. 1).

L'androcée comprend un nombre d'étamines égal à celui

des lobes de la corolle, ne dépassant que rarement et à peine la longueur des pétales; toutes sont égales entre elles, sauf chez quelques Héliées, et insérées à des hauteurs

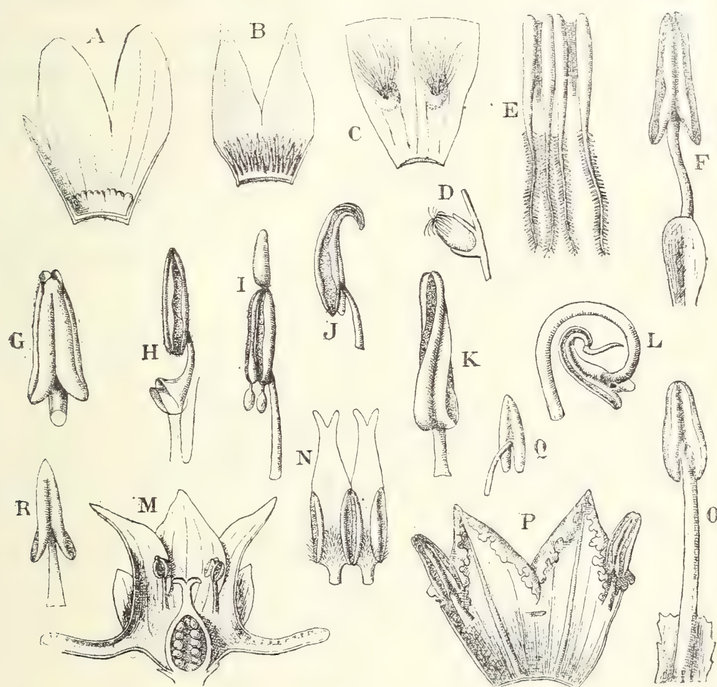


Fig. 1. — Montrant diverses particularités des trois premiers verticilles floraux (d'après *Gilg*, *Taubert*, etc.). — A, sépales avec disque nectarifère d'*Orphium frutescens* ; B, coupe de la fleur chez l'*Ixanthus viscosus* ; C, D, portion de corolle avec nectaires de *Sweertia perennis*. — Les autres figures représentent différentes formes d'étamines : E, *Leiphaimos Spruceana* ; F, *Neurotheca læselioides* ; G, divers *Exacum* ; H, *Enicostemma verticillatum* ; I, *Belmontia grandis* ; J, *Sabbatia chloroides* ; K, *Orphium frutescens* ; L, *Symbolanthus calygonus* ; M, coupe de la fleur d'*Halenia elliptica* ; N, *Hockinia montana* ; O, *Canscora diffusa* ; P, *Nephrophyllidium crista-galli* ; Q, *Senæa cœrulea* ; R, *Crawfurdia speciosa*.

variables depuis la base du tube jusqu'aux sinus mêmes des lobes, suivant les espèces.

Le filet est filiforme, rarement élargi à la base (F, G, O, fig. 1), et portant une sorte d'écaille ou membrane. Les anthères sont presque toujours libres, introrses, allongées, cordiformes, sagittées, basifixes et dressées, ou dorsifixes et plus ou moins mobiles. La déhiscence se fait par deux fentes

longitudinales ou deux pores apicaux (G, fig. 1) d'où partent fréquemment, au moment de l'anthèse, deux déchirures longitudinales. Chez les *Cotylanthera*, les anthères sont soudées en un tube s'ouvrant par un seul pore apical. Parfois les anthères sont accolées latéralement d'une façon plus ou moins intime, et forment une sorte de tube, mais elles sont toujours faciles à séparer sans déchirures profondes, sauf chez quelques espèces saprophytes (E, fig. 1). Le connectif est généralement très mince; dans quelques espèces, cependant, il s'élargit ou s'allonge, dépassant de beaucoup la longueur de l'anthère (N, fig. 1) et formant, au delà des deux loges, une pointe lamelleuse plus ou moins apparente. Après la déhiscence, il se produit souvent soit un enroulement (L, fig. 1), soit une torsion spiralée (K, fig. 1) soit une courbure très accentuée en arrière (J, fig. 1); enfin on peut rencontrer sur l'anthère, disposés soit au sommet, soit à la base, ou à la fois à la base et au sommet, des appendices glanduleux nectarifères (I, fig. 1).

Le pollen est le plus généralement en grains isolés, quelquefois réuni en tétrades (*Héliées*). Il est arrondi ou ellipsoïde, avec trois bandes d'amincissement de l'exine, portant en leur milieu chacune un pore germinatif. Chez les *Voyriées*, le pollen est cylindrique et courbé en arc, sans bandes germinatives apparentes; chez les *Leiphaimées*, il n'existe plus qu'un pore à l'extrémité pointue du grain qui est ovoïde; enfin, chez les *Héliées*, les tétrades n'ont pas de fentes, mais 3 pores germinatifs près la ligne de soudure avec les grains adjacents ; parfois ces tétrades sont, elles-mêmes, agglutinées en masses polliniques assez considérables. Le pollen des *Ményanthoïdées* est isolé, aplati d'un côté, ce qui le caractérise nettement et lui donne une apparence triangulaire s'il est vu de face, ovoïde ou sphérique s'il est vu de profil ; les pores germinatifs sont situés aux angles.

Le style est très variable ; parfois il n'existe pour ainsi dire pas et n'est représenté que par un rétrécissement court de la partie supérieure de l'ovaire (A, Q, fig. 2); souvent il

est allongé, dépassant notablement la corolle, et le dimorphisme n'est pas rare : c'est même la règle générale chez les Ményanthoïdées. Les fleurs à court style et celles à long style ont donné lieu parfois à de fausses interprétations (*Hockinia montana*).

Le stigmate est sessile ou bien porté sur un long style.

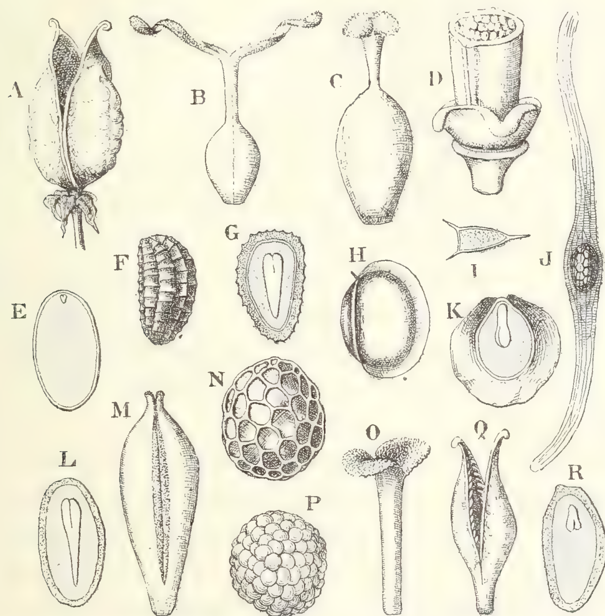


Fig. 2. — Ovaires, stigmates, capsules, graines des Gentianées (d'après *Baillon*, *Yohow*, *Gilg*, *Perrot*, etc.). — A, K, *Gentiana lutea*; B, *Sabbatia campestris*; C, *Microcala filiformis*; D, *Crawfurdia fasciculata*; E, *Halenia elliptica*; F, G, *Ixanthus viscosus*; H, I, K, *Crawfurdia japonica*; J, *Leiphaimos aphylla*; L, M, *Pleurogyne carinthiaca*; N, O, *Schultesia stenophylla*; P, *Orphium frutescens*; Q, R, *Gentiana excisa*.

Il peut être indivis, capité, recourbé en crosse, cylindroïde ou largement bilobé, et dans ce cas les lobes sont courts, épais, arrondis, réunis plus ou moins en coupe, ou bien allongés en lanières et papilleux (B, C, O, fig. 2). Pour Bentham et Hooker, la forme du stigmate a une grande importance systématique; mais Gilg pense que cette importance est extrêmement exagérée, puisqu'elle arrive à faire

éloigner des genres très voisins comme *Voyriella*, *Leiphaimos*, par exemple.

L'ovaire est formé de deux carpelles généralement antéro-postérieurs, à placentation pariétale. Les placentas sont parfois invisibles et les ovules attachés sur le pourtour de la paroi (*Sweertia*, *Pleurogyne*, etc.).

Parfois, au contraire, les bords des feuilles carpellaires sont fortement involutés à l'intérieur de la cavité ovarienne, et il arrive alors que les quatre lames placentaires, se rencontrant vers le centre, s'accolent d'une façon plus ou moins intime pour donner un ovaire d'apparence biloculaire (Voy. fig. 19, p. 163). Il sera donc bien difficile d'accorder à ce caractère une réelle importance taxinomique, car les variations sont très grandes même pour un seul genre (*Exacum*). De plus, suivant la hauteur à laquelle on considère l'ovaire, l'enroulement des placentas est plus ou moins complet, et tel ovaire, biloculaire à la partie inférieure, est uniloculaire vers le sommet (*Curtia*, *Erythræa*, etc.).

Les ovules sont ordinairement anatropes, rarement semi-anatropes, à funicule court et large; ils sont parfois encastrés dans des sortes de logettes creusées dans les placentas (*Exacum*).

Les graines sont presque toujours petites, nombreuses, contournées, arrondies, ovales, à tégument crustacé, lisse ou bien avec des épaississements mamelonnés ou disposés en réseaux plus ou moins réguliers, qui, parfois, présentent l'apparence d'alvéoles (N, P, fig. 2); d'autres fois, les graines, étant assez grosses et nombreuses, s'aplatissent par pression réciproque, deviennent elliptiques et sont alors fréquemment ailées sur les bords (H, K, fig. 2).

Souvent on rencontre, à la base de l'ovaire, des disques nectarifères plus ou moins développés (D, fig. 2); mais, dans ce cas, on n'en trouve pas sur les autres verticilles floraux. Le fruit est toujours une capsule à déhiscence septicide en deux valves, dont les bords portent les placentas

et par conséquent les graines; chez quelques espèces, à ovaire nettement biloculaire (certains *Exacum*, etc.), la masse centrale des quatre placentas persiste au centre après la déhiscence de la capsule. Le fruit est une capsule bacciforme dans l'*Orphium frutescens*, très charnu et pulpeux dans le *Liparophyllum Gunnii*; dans les Ményanthoïdées, la capsule est souvent indéhiscente; enfin dans les espèces saprophytes (*Leiphaimées*), la capsule s'ouvre latéralement par de larges déchirures. Comme nous le montrerons plus loin (fig. 19 et 20), il existe souvent un tissu mécanique de la déhiscence, et Johow a déjà fait voir que l'ouverture des valves dépend de l'état hygrométrique. Ce même auteur a surtout étudié les relations entre la graine et le fruit des *Leiphaimées* (1), qui sont des plantes saprophytes sans chlorophylle, dont un très petit nombre de graines arrive seul à maturité; les autres avortent et se développent fréquemment en longs poils, séparant les graines dont le tégument s'étend latéralement en deux directions opposées. Il en résulte deux sortes de longues cornes (J, fig. 2), qui ne contiennent qu'un très petit nombre de cellules d'albumen. L'embryon est à peine différencié, et, chez d'autres espèces voisines, l'albumen peut manquer ; presque toujours, au contraire, chez les Gentianées, l'albumen est abondant et l'embryon droit toujours très petit (E, G, K, L, R, fig. 2 ; fig. 1, 2, 4, 5, 6, Pl. VIII).

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE INTERNE COMPARÉE.

On ne connaissait, jusqu'ici, sur l'anatomie comparée des Gentianées, que des observations isolées sur des particularités de structure. En 1875, Vesque (2) signale la pré-

(1) F. Johow, *Die chlorophyllfreien Humus bevohner Vest Indien* (Jahrb. f. Wiss. Bot. Pringsheim, t. LX, 1885, p. 415-449).
(2) Vesque, *Anatomie comparée de l'écorce* (Ann. Sc. nat. Bot., [6], II, 1875.

sence d'îlots libériens dans le bois des *Chironia*, et décrit la structure du *Gentiana asclepiadea* et du *Menyanthes trifoliata*; Solereder (1) étudie, en 1885, ces mêmes îlots libériens des *Chironia*, et les retrouve chez l'*Orphium frutescens*; Chodat (2), en 1892, cite aussi les Gentianées comme présentant du *xylème criblé*; Johow (3) étudie la structure de certaines *Leiphaimées* et Göbel (4) celle du pétiole de quelques *Limnanthemum*; en 1895, Gilg (5) résume les faits connus, et y ajoute quelques observations personnelles, et enfin nous avons publié, depuis quelques années, une série de notes concernant ce sujet (6).

Nous allons exposer maintenant la synthèse des résultats obtenus par l'étude anatomique, aussi complète que possible, de 250 espèces réparties dans 48 genres. Le genre *Gentiana* seul nous a fourni plus de 100 espèces, et pour quelques genres exotiques, d'ailleurs peu importants, il nous a été impossible de nous procurer des échantillons.

Les Gentianées terrestres (Gentianoïdées), si différentes, morphologiquement, des Gentianées aquatiques (Ményanthoïdées), le sont également beaucoup au point de vue de l'anatomie; nous étudierons donc séparément chaque organe de la plante dans les deux sous familles.

(1) Solereder, *Ueber den syst. Werth d. Holzstructur bei den Dicot.* (Munich, 1885).

(2) D[r] R. Chodat, *Contribution à l'étude des anomalies du bois* (Atti del congresso botanico internazionale. Turin, 1892).

(3) Johow, *loc. cit.*

(4) Göbel, *loc. cit.*

(5) Gilg, *loc. cit.*

(6) E. Perrot, *Sur une particularité de l'épiderme inférieur de la feuille chez certaines Gentianées aquatiques* (Journ. de Bot., XI, 1897). — Ibid., *Anatomie comparée des Gentianées aquatiques* (Bull. Soc. Bot. Fr., XLIV, 1897). — Ibid., *Sur les tubes criblés extralibériens et les vaisseaux extraligneux* (C. R., 1897, p. 1115). — Ibid., *Sur le tissu conducteur surnuméraire* (Journ. de Bot., XI, 1897). — Ibid., *Structure et développement de la tige des Gentianacées* (Ass. franç. pour l'Av. des Sc., Congrès de Nantes, 1898).

§ 1er. — Racine.

Gentianoïdées. — La racine primaire présente toujours une structure binaire, avec un péricycle mince et un endoderme à grandes cellules dont les plissements sont très visibles ; le parenchyme cortical est peu développé, formé de cellules arrondies, laissant entre elles de larges méats, et protégé extérieurement par une assise subéreuse faiblement épaissie (fig. 4, Pl. II). Le faisceau est diarche, et les trachées se rejoignent au centre ; il n'y a jamais de moelle dans la racine des Gentianées terrestres.

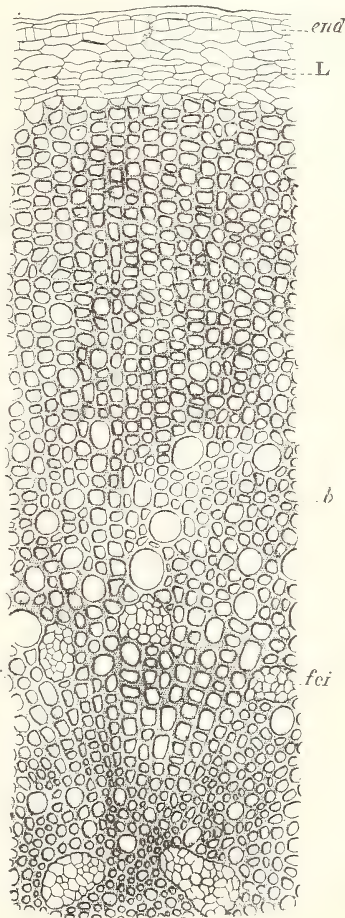


Fig. 3. — Coupe d'une racine d'*Erythræa Centaurium*. — *end*, endoderme ; L, liber ; *b*, bois ; *fci*, fascicule criblé intraligneux. G = 150 d.

Dans les petites espèces annuelles ou vivaces, le cambium libéro ligneux donne naissance à un bois généralement très serré, à vaisseaux étroits et à sclérenchyme ligneux très développé ; le liber est toujours parenchymateux et peu important ; le péricycle s'accroît un peu par division de ses cellules qui deviennent plus ou moins prosenchymateuses ; enfin l'écorce primaire s'exfolie, et seul l'endoderme forme l'assise protectrice externe (*end*, fig. 3). Il arrive quelquefois que ce dernier s'exfolie aussi ; dans ce cas, ce sont les assises extérieures du péricycle qui se subérifient successivement. Ce phénomène est surtout fréquent dans les grosses racines

tuberculeuses dont le liber est excessivement épais et le bois très parenchymateux. Décrivons quelques exemples.

La racine d'*Erythræa Centaurium* (fig. 3) répond au type général des racines des petites espèces. L'écorce primaire est caduque et n'est plus représentée, à un moment donné, que par des débris de cellules. L'endoderme primitif est formé de cellules qui s'allongent tangentiellement, puis se subérifient; chaque cellule se divise ensuite radialement par des cloisons secondaires plus minces, au nombre de 1-3. Comme on le verra plus loin, ce fait est absolument général pour toute la famille. Le liber secondaire est peu développé avec parenchyme abondant et fascicules criblés peu nombreux. Le bois est, au contraire, fortement lignifié avec des vaisseaux assez larges, sans moelle; mais il présente, vers le centre, des amas de parenchyme mou, au milieu desquels on distingue de fins et nombreux tubes criblés (*fci*, fig. 3). Ceux-ci ne sont pas issus d'un fonctionnement anormal du cambium (1), mais dus à un simple arrêt partiel de lignification qui se produit par endroits pendant très peu de temps, et laisse inclus dans le tissu voisin, très lignifié, des amas de parenchyme mince. Les tubes criblés se différencient sur place, aux dépens de quelques cellules de ce parenchyme.

Une coupe dans une grosse racine de *G. lutea* (fig. 4), présente une écorce et un péricycle exfoliés; le liber secondaire est entièrement parenchymateux, sans rayons médullaires différenciés, et présente des amas de tubes criblés très petits, disposés çà et là. Le bois est aussi presque exclusivement formé de parenchyme, qui contient quelques vaisseaux isolés ou réunis par petits paquets dans lesquels il

(1) Voy., pour la bibliographie de la question de la formation des tubes criblés extralibériens, le travail déjà cité: E. Perrot, *Sur le tissu conducteur surnuméraire* (Journ. de Bot., nov. 1897). — Chodat, *Contribution à l'étude des anomalies du bois* (Atti del congresso botanico internazionale, 1892). — Ibid., *Sur l'origine des tubes criblés dans le bois* (Arch. Sc. nat.; Genève, t. XXVII, 1892). — Roulet, *Anatomie comparée des « Thunbergia »* (Bull. Herb. Boissier, V, II, 1894).

est facile de distinguer des fascicules de tubes criblés intra-

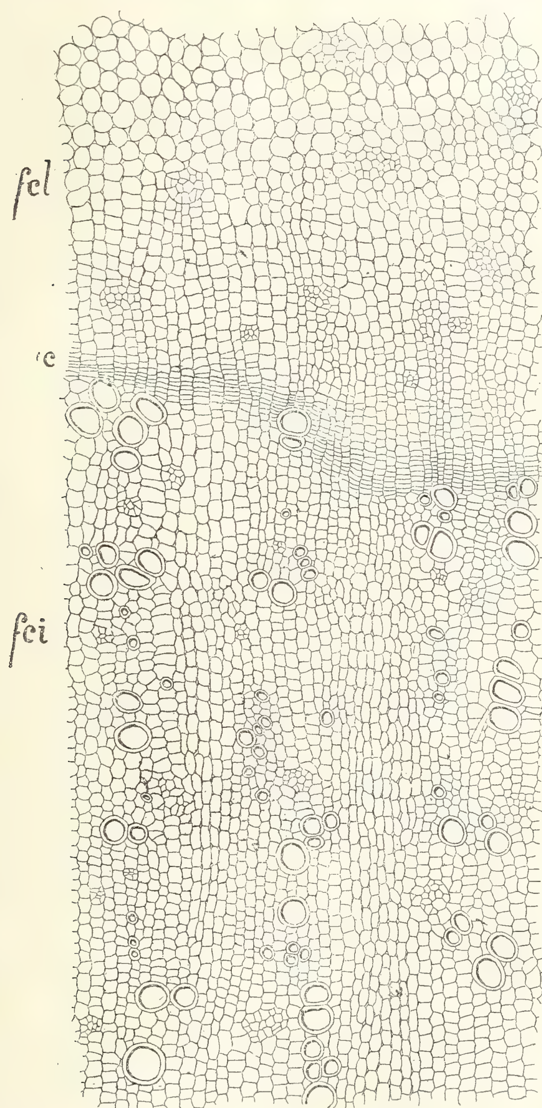


Fig. 4. — Partie de coupe transversale d'une racine âgée de *Gentiana lutea*, intéressant la région cambiale. — C, cambium ; *fcl*, îlots criblés du liber ; *fci*, îlots criblés intra ligneux ; *c*, cambium. G = 80 d.

ligneux, de même allure que dans la région libérienne normale (*fci*, fig. 6, Pl. I),

Il est rare que l'écorce primaire ne soit pas totalement caduque et qu'il se produise quelques cellules scléreuses ou fibres mécaniques vers l'endoderme (*Enicostemma*, *Halenia*, etc.). L'endoderme à cellules simples, dans un petit nombre de cas (*Sabbatia*, *Enicostemma*, etc.), est, presque toujours, divisé secondairement pour suivre l'accroissement de la racine ; on y rencontre jusqu'à 15-20 cloisons radiales par cellules primitives (fig. 3, 5 ; fig. 1, 2, Pl. II ; fig. 5, Pl. I et V); parfois même, comme chez les *G. ternifolia* (fig. 2, Pl. II), *Obolaria*, etc., il apparaît aussi quelques cloisons tangentielles qui forment, dans chaque cellule endodermique, un groupe de cellules secondaires.

Enfin, les *Sweertia* nous présentent une nouvelle anomalie : fréquemment, près de la souche d'où partent la plupart des racines, celles-ci présentent deux endodermes séparés par un parenchyme, à cellules de grandeur variable, du moins à l'état adulte (fig. 5, Pl. V). L'endoderme externe est extrêmement épaissi, et l'on ne retrouve que difficilement les cellules primitives, car les cloisons sont aussi fortement sclérifiées; quant à l'endoderme interne, chaque cellule présente un nombre de cloisons qui peut être extrêmement variable.

La *région péricyclique* est toujours, comme nous l'avons dit, très mince dans les petites racines, et, au contraire, très épaissie et collenchymateuse dans les racines assez développées (fig. 5); parfois ses assises externes sont subérifiées, quand l'endoderme est exfolié. Sauf de très rares exceptions (certains *Halenia*), on n'y rencontre jamais de fibres ou cellules scléreuses.

Le liber possède l'allure toute spéciale dont nous avons parlé; quand il est peu développé, comme dans les petites racines, il est surtout parenchymateux, mais, dans les autres cas, les tubes criblés, au lieu d'être isolés, sont réunis par de petits paquets et dispersés çà et là (*fcl*, fig. 4 et 5). Comme les parois de ces tubes criblés restent toujours relativement minces, et qu'au contraire celles du parenchyme

libérien s'épaississent pour donner un tissu plus ou moins parenchymateux, ces îlots épars restent inclus dans la cel-

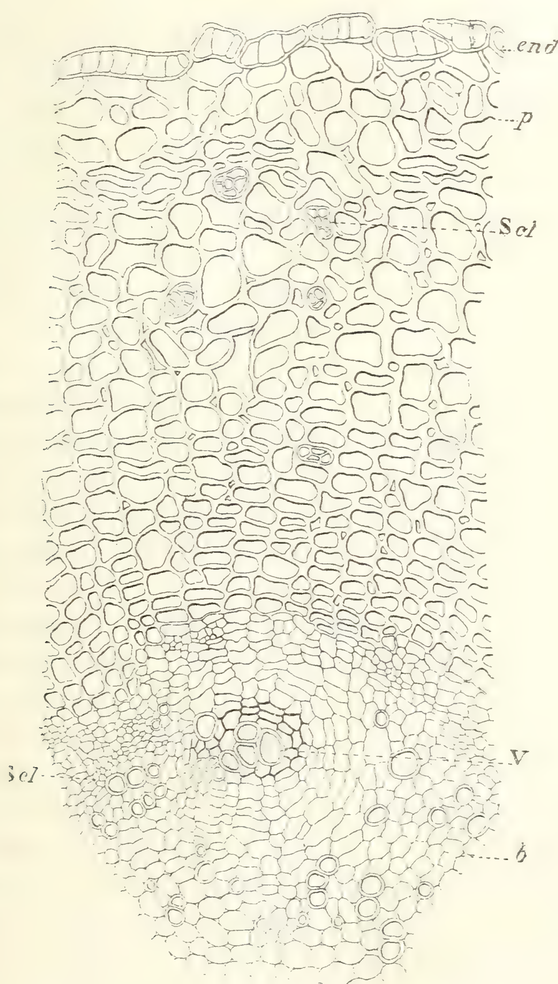


Fig. 5. — Coupe transversale d'une racine de *G. pneumonanthe*. — *end*, endoderme ; *p*, péricycle ; *pl*, parenchyme libérien ; S*cl*, fascicule criblé libérien ; *b*, bois ; *fci*, fascicule criblé intraligneux ; V, vaisseaux remplis de résine dont la région voisine se cloisonne et se subérifie pour les isoler.

lule de parenchyme, aux dépens de laquelle ils ont pris naissance (*scl*, fig. 5 ; fig. 5, Pl. II). Cette disposition relative des éléments du liber se retrouve dans la tige ; elle est

absolument générale et caractéristique, pour toutes les plantes de la famille qui nous occupe.

La région ligneuse peut nous présenter des structures fort différentes (fig. 3 et 4) : parfois le bois est extrêmement lignifié (*Microcala*, *Cicendia*, certains *Gentianella*, etc.) avec un nombre de faisceaux plus ou moins élevé ; mais le plus souvent, surtout dans la racine principale, la région centrale de la racine présente de larges amas de parenchyme mou, inclus dans le bois, et contenant des tubes criblés (*Erythræa*, *Chlora*, etc.). Enfin, chez les *Gentiana*, *Sweertia*, etc., à grosses racines, le bois rappelle celui de *Gentiana lutea* décrit précédemment. Les *Halenia* et quelques autres genres ont la structure des deux types extrêmes ; toute la zone externe du cylindre ligneux est extrêmement fibreuse, constituant un véritable anneau plutôt mécanique ; la région centrale est parenchymateuse avec de petits paquets de vaisseaux et de tubes criblés isolés dans ce parenchyme et forment la véritable région conductrice active de la racine.

Signalons enfin une particularité intéressante, très fréquente chez quelques *Gentiana* (*G. pneumonanthe*, *purpurea*, etc.). Un groupe de vaisseaux s'entoure parfois d'un cambium dont le fonctionnement fournit un certain nombre d'assises de cellules, plus ou moins épaissies, repoussant le bois normal environnant, et constituant une formation qui pourrait être considérée, tout d'abord, comme une sorte de faisceau tertiaire (fig. 5). Les vaisseaux V sont obstrués par une matière résineuse, insoluble ou incomplètement soluble dans tous les dissolvants. Ce fait se rencontre, très fréquemment, dans les grosses racines des *Gentiana* et *Sweertia*, mais alors il n'intéresse généralement que des vaisseaux isolés çà et là, et ne produit aucune perturbation dans la structure intime de la plante. Il n'en est pas de même dans les espèces qui nous occupent. La production de matière résineuse a lieu dans des vaisseaux d'origine récente, au voisinage du cambium et peu

après leur différenciation ; de plus, elle se fait à la fois dans un paquet de 4-5 vaisseaux, et le parenchyme environnant, jeune encore, tend à isoler ces organes rendus inutiles. Un méristème apparaît qui donne un nouveau tissu tertiaire plus ou moins épais, entourant complètement l'amas central de vaisseaux à résine, et les cellules directement en contact avec eux subérifient presque aussitôt leur membrane. Les vaisseaux se trouvent donc ainsi complètement séparés du parenchyme ligneux, et l'ensemble de cette formation constitue un véritable séquestre.

La racine des Gentianoïdées ne présente aucun appareil spécial de sécrétion ; on n'y rencontre qu'une très faible quantité d'amidon, et, dans les grosses racines de *G. lutea. purpurea*, *Sw. Kingii*, *Chyrata*, etc., les cellules des parenchymes contiennent une matière plus ou moins résineuse, de couleur jaunâtre, se colorant en rouge foncé par l'eau de chlore. Elles contiennent en outre des *principes amers* qui donnent à ces plantes certaines vertus thérapeutiques. Arthur Meyer a découvert dans la racine de *G. lutea* un sucre, le *Gentianose*, dont les propriétés ont été étudiées à nouveau par Bourquelot (1). Les *matières tannoïdes* sont surtout abondantes dans l'endoderme des tiges, et parfois localisées dans des cellules spéciales, surtout dans les espèces aquatiques, et situées dans tous les organes de la plante. Signalons encore les *résines*, les *matières mucilagineuses* et en particulier la *pectine*, qui a fait l'objet de recherches récentes de Bourquelot et Hérissey (2). L'*oxalate de calcium* existe, pour ainsi dire, d'une façon constante, sous la forme de très fins cristaux irréguliers, le plus souvent sans forme cristalline bien définie, et dont l'étude nécessite l'emploi de la lumière polarisée. Boro-

(1) Bourquelot et Nardin, *Sur la préparation du gentianose* (Journ. de Ph. et Chim., 1898). — Bourquelot, *Sur la physiologie du gentianose* (Journ. de Pharm. et Chim., 1898).

(2) Bourquelot et Hérissey, *Sur la matière gélatineuse de la racine de Gentiane* (Journ. de Pharm. et Chim., 1898). — Ibid., *Sur l'hydrolyse de la pectine de Gentiane,* etc. (Journ. de Pharm. et Chim., 1898).

din (1) a, le premier, signalé ces petits cristaux épars dans les parenchymes de certaines plantes. Dans les Gentianées, l'oxalate de calcium se présente toujours sous cette forme, et seulement chez certaines espèces on peut voir en plus quelques cristaux prismatiques très nets, courts ou bien assez allongés en aiguilles; quelquefois enfin l'on rencontre des cellules spéciales remplies de fin sable cristallin, analogues à celles des Solanées, Acanthacées, etc...

Ményanthoïdées. — Les racines des Ményanthoïdées sont toujours peu volumineuses; elles prennent généralement naissance sur des rhizomes allongés ou des souches plus ou moins épaisses; d'autres fois, elles sont fasciculées à la base de la tige.

Leur structure est bien différente de celle des Gentianoïdées; au lieu de deux faisceaux ligneux réunis au centre en une bande unique, il apparaît toujours un nombre plus élevé de faisceaux qui restent distincts, et laissent au centre une moelle plus ou moins développée. Le nombre de faisceaux est variable : 5 chez les *Limn. Humboldtianum*, *indicum* (fig. 3, Pl. IX), 6 chez le *Nephrophyllidium crista-galli*, *Limn. Nymphoides*, 9 chez le *Men. trifoliata*, etc.

Le parenchyme cortical est généralement protégé par une ou plusieurs assises externes subérifiées, à parois imprégnées de matières tannoïdes (*Limn. Nymphoides*); il est toujours assez épais (fig. 3, Pl. IX), formé de cellules arrondies souvent en files radiales, laissant entre elles de larges méats ou même des lacunes irrégulières. L'endoderme est toujours simple, avec cellules sans cloisons secondaires, dont les plissements latéraux sont visibles de très bonne heure. La région péricyclique ne se multiplie pas et reste composée d'une seule assise de cellules, contre lesquelles s'appuient les faisceaux libériens et ligneux qui n'ont jamais d'accroissement secondaire; parfois seulement il existe une formation assez considérable de métaxylème. La

(1) Borodin, *Sur l'oxalate de calcium diffus dans les plantes* (Soc. des Sc. nat. de Saint-Pétersbourg, XXII, 1892, p. 133).

moelle, plus ou moins épaisse, reste parenchymateuse, sauf de rares exceptions (*V. parnassifolia*, etc.).

Cette description s'applique d'une façon très générale à toutes les racines latérales des Ményanthoïdées ; on peut ajouter seulement pour quelques cas l'apparition d'un subéroïde externe à parois plus ou moins épaissies ou gélifiées (*Neph. crista-galli*). On ne rencontre *jamais de tissu criblé surnuméraire*, ni d'*oxalate de calcium*. Assez fréquemment (*Limn. Nymphoides*, *Neph. crista-galli*, etc.) quelques vaisseaux sont obstrués par une matière résineuse jaune brunâtre.

Jamais on ne trouve dans les racines des Ményanthoïdées les sclérites rameux et lisses qui sont l'apanage des tiges, pétioles et feuilles de la plupart des espèces de ce groupe ; parfois cependant on peut signaler, dans la zone interne de l'écorce, quelques cellules scléreuses arrondies qui seraient peut-être homologues de ces sclérites.

§ 2. — Tige souterraine : rhizome et souche.

Gentianoïdées. — Les espèces rampantes ou formant un gazon présentent des rhizomes traçants, ou des tiges couchées, qui n'offrent pour l'histologie aucun intérêt réel, car ils possèdent une structure semblable à celle de la tige aérienne. Il n'en est pas de même des *souches* d'où partent les racines adventives et qui, dans certaines espèces, sont assez développées et prennent l'aspect de véritables racines tuberculeuses ; le plus souvent, ces souches sont un peu renflées, courtes, et il est difficile de dire si la coupe examinée est celle d'une racine ou d'une tige.

Dans sa partie médiane rétrécie, la souche ne présente pas de moelle, mais un parenchyme central avec des vaisseaux spiralés ou annelés, isolés et dirigés plus ou moins obliquement : ce parenchyme contient aussi des fascicules criblés, petits, fusiformes, discontinus et orientés dans tous les sens; la partie externe du bois est généralement très

lignifiée. Le parenchyme libérien contient des tubes criblés, d'allure normale, et se montre souvent plus riche que le reste de la plante en sable cristallin d'oxalate de calcium.

Au contraire, dans la partie supérieure de la souche, on voit se produire une dislocation du cylindre central avec apparition de la moelle.

Au lieu d'un anneau ligneux continu, celui-ci est scindé en 5-7 faisceaux libéroligneux inégaux, séparés par de larges bandes de parenchyme dans lesquelles on ne distingue généralement pas de cambium. Au contact du bois de ces faisceaux, se trouve une assise génératrice qui fonctionne plus ou moins selon les espèces; il arrive fréquemment qu'elle s'étend de proche en proche, vers la moelle, en tournant autour du bois. Les deux extrémités de ce cambium se réunissent parfois du côté de la moelle, et il en résulte un faisceau entouré complètement de liber; mais alors ce dernier possède un développement inégal, excentrique. D'ailleurs, la moelle contient toujours des îlots criblés à sa périphérie, et il peut arriver qu'ils soient également enclavés au centre de ce faisceau anormal. La figure 5, Pl. I, représente un des faisceaux libéroligneux de la souche de *Sw. perennis*, dont le cambium atteint, des deux côtés, la région médullaire, ce qui est le cas général. On trouve naturellement, d'une façon très fréquente, des naissances de racines latérales.

Dans ces souches, l'écorce primaire a disparu comme dans les racines, et l'endoderme, presque toujours cloisonné, forme l'assise la plus externe.

Ményanthoïdées. — Le rhizome est très développé dans cette sous-famille, car il donne naissance, le plus souvent, à la fois aux racines latérales et aux feuilles; rarement nous trouvons des souches courtes, comme chez certains *Villarsia*, et toujours ces organes présentent la structure d'une tige. Les descriptions anatomiques de la tige qui suivent s'appliquent également aux rhizomes, sauf quelques modifications peu importantes, telles que le grand développement du

parenchyme cortical à lacunes généralement plus larges et la moindre proportion d'éléments mécaniques dans l'anneau libéroligneux. Chez le *M. trifoliata*, par exemple, le rhizome présente un épiderme à cuticule peu épaisse, lisse, un collenchyme sous-épidermique de 2-3 assises, puis une écorce composée de larges lacunes longitudinales, séparées par une seule épaisseur de cellules, et interrompues, de place en place, par des diaphragmes transversaux. Ces diaphragmes, un peu variables de forme, sont, suivant les espèces, formés par de petites cellules étoilées et polygonales, avec de larges méats aux angles des cellules (fig. 6, 7, Pl. IX).

Le système libéro ligneux se compose d'un certain nombre de faisceaux primaires volumineux auxquels se surajoute un tissu secondaire bien développé ; ils sont réunis entre eux par d'autres faisceaux issus du cambium et beaucoup plus petits. La plus grande partie de ces faisceaux, surtout les plus importants, sont protégés extérieurement et intérieurement par un paquet de fibres très épaissies. La moelle, très large, est uniquement lacuneuse comme l'écorce.

Chez les autres genres, la structure anatomique est tout à fait analogue. Les faisceaux sont parfois isolés par de larges rayons médullaires (*Vill. exaltata*, *albiflora*; *Limn. lacunosum*, *crenatum*, etc.), ou bien réunis par une gaine de sclérenchyme péricyclique (*Vill. latifolia*). Le bois secondaire est composé surtout de vaisseaux scalariformes, et le sclérenchyme est souvent muni de ponctuations aréolées tournantes. Les faisceaux libéroligneux présentent toujours vers la moelle un amas de parenchyme (*p*, fig. 6), ne contenant jamais de tubes criblés, mais que l'on peut considérer comme l'homologue du tissu criblé périmédullaire des Gentianées terrestres.

Ce parenchyme, parfaitement semblable à celui du liber, est appelé *parenchyme séveux* par Vesque (1). Nous préférons lui donner le nom de *parenchyme conducteur surnumé-*

(1) Vesque, *loc. cit.*

raire (1). Si l'on considère les Ményanthoïdées comme dérivant des autres Gentianées, on peut admettre que, par suite de l'adaptation au milieu aquatique ou marécageux, ces plantes ont perdu la structure si particulière de la tige de ces dernières. Le liber normal, bien protégé, acquiert un développement suffisant, et les amas criblés périmédullaires deviennent alors inutiles ; l'élément conducteur principal du tissu disparaît, mais le parenchyme n'en persiste pas moins encore, représentant à lui seul le tissu conducteur périmédullaire. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que la présence de ce dernier est absolument constante dans toutes les espèces.

Du système libéro ligneux du rhizome se détachent les faisceaux des râcines adventives, et aussi les faisceaux foliaires. Ces derniers se rencontrent fréquemment, dans l'écorce et même dans la moelle, sous forme de faisceaux normaux, ou bien avec bois central, ou enfin à orientation inverse, les deux libers étant presque accolés (*Ff*, fig. 6).

L'épiderme du rhizome, à cuticule généralement mince, présente fréquemment des plages modifiées, comparables à celles des feuilles. Dans le parenchyme lacuneux, surtout chez les *Limnanthemum* et quelques *Villarsia*, on trouve d'assez nombreuses sclérites, à corps plus ou moins volumineux, rameux et lisses.

Les cellules à tannin sont aussi assez répandues, soit isolées, soit en courtes files longitudinales.

§ 3. — Tige aérienne. — Pédoncule floral.

Gentianoïdées. — La tige de ces plantes n'est guère volumineuse, car nous avons vu qu'elles étaient de dimension peu élevée, atteignant au maximum, chez quelques espèces d'*Héliées*, 2 mètres de hauteur. Le plus souvent, ce sont

(1) E. Perrot, *loc. cit.*

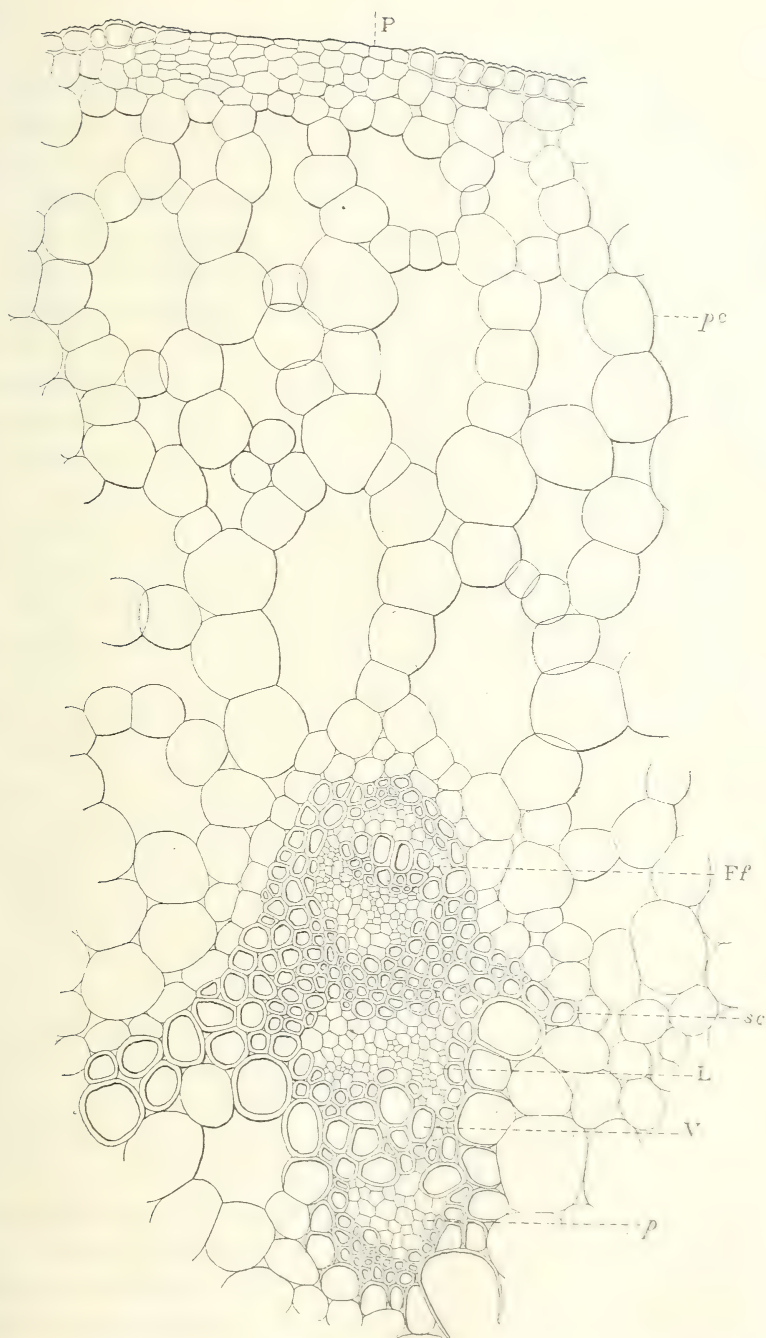


Fig. 6. — Coupe du rhizome de *V. exaltata*. — *p*, plage épidermique modifiée ; *pc*, parenchyme cortical ; *sc*, sclérenchyme ; F*f*, faisceau foliaire à orientation inverse ; L, liber ; V, vaisseaux ; *p*, parenchyme conducteur surnuméraire.

des plantes herbacées, dont le cylindre ligneux est cependant très dur, et dont l'accroissement en épaisseur est extrêmement rapide; la tige est fréquemment réduite à une hampe florale munie de feuilles plus petites que les feuilles basilaires. La tige est généralement un peu quadrangulaire, parcourue longitudinalement par quatre côtes plus ou moins développées, suivant les espèces, et rapprochées deux à deux vers les extrémités d'un même diamètre. Ces côtes deviennent, dans certains cas, de véritables ailes membraneuses, recouvertes par l'épiderme de la tige, et ne contenant souvent, à leur intérieur, que quelques cellules de parenchyme écrasé, collenchymateux ou même corné. Entre ces ailes, il n'est pas rare de voir la tige sillonnée d'arêtes beaucoup moins importantes. Dans les expansions aliformes de certaines *Héliées*, on peut rencontrer un faisceau libéroligneux foliaire. Le pédoncule floral possède, sans grandes modifications, la structure de la tige, mais les côtes longitudinales sont toujours relativement plus développées; même quand la tige est arrondie, le pédoncule floral est souvent quadrangulaire.

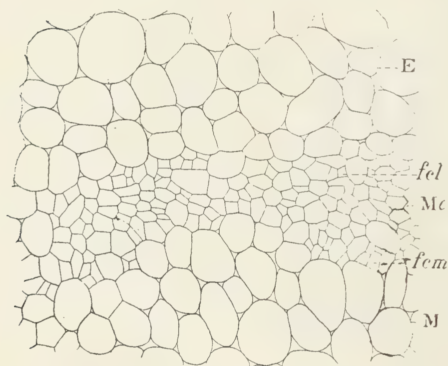


Fig. 7. — Coupe transversale passant par le méristème terminal de la tige de *Chlora serotina*. — E, écorce; M, moelle; Me, méristème annulaire; *fcl*, *fcm*, fascicules criblés libériens et médullaires en voie de différenciation. G = 150 d.

Avant d'entrer dans de plus longs détails sur l'anatomie comparée de la tige, étudions son développement, avec quelques exemples empruntés aux espèces indigènes. Une coupe, passant par le méristème terminal d'un *Chlora*, nous présente à quelque distance du sommet une région externe (E) et une région interne (M), formées de larges cellules arrondies représentant l'écorce et la

moelle. Entre elles, il existe une bande de tissu en voie active de division, montrant à la périphérie et des deux côtés quelques petits foyers de multiplication plus intense. Les petits îlots de cellules, issus de ces derniers, deviennent, pour la plupart, des tubes criblés, dont l'apparition devance ainsi la différenciation des premiers vaisseaux ligneux.

Dans la tige un peu plus âgée, on assiste à la différenciation des trachées primaires (V, fig. 8) et à la délimitation plus nette des îlots de tubes criblés ; de plus, il est facile de voir qu'il se manifeste en même temps une activité nouvelle dans les cellules situées entre les trachées et les amas criblés externes. Des cloisonnements tangentiels donnent naissance à des files de nouvelles cellules, plus ou moins régulièrement radiales.

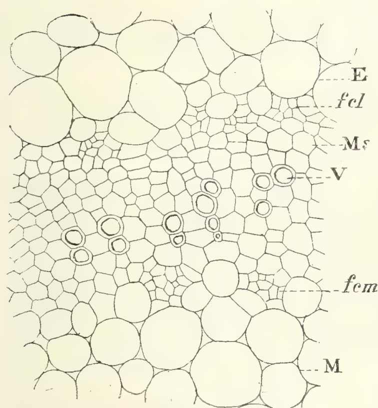


Fig. 8. — Coupe de la même tige de *Chlora serotina*, mais un peu plus âgée. — M*s*, méristème secondaire ; pour le reste, mêmes indications que dans la figure précédente.

Ce méristème secondaire (*Ms*, fig. 8) fonctionne pendant un certain temps, et l'accroissement en épaisseur de la tige est extrêmement rapide.

Quand le méristème secondaire a produit le nombre de cellules qui sera celui de la plante adulte, la lignification, qui n'avait atteint que les premières formations, se fait pour ainsi dire brusquement jusqu'aux îlots libériens externes. La tige âgée présente alors une écorce primaire protégée par l'épiderme persistant, un liber réduit à quelques assises parenchymateuses dans lesquelles sont épars les fascicules criblés, et un bois épais à éléments plus petits et plus lignifiés à la périphérie. La région périphérique de la moelle contient aussi des îlots assez volumineux de tubes criblés (*fcm*, fig. 9).

Il ne s'est donc pas formé, dans ce cas, une assise libéro-ligneuse fonctionnant comme à l'ordinaire, mais un méristème se divisant sur une assez grande épaisseur, et qui n'a donné naissance qu'à du tissu ligneux. Dans le cas du *Chlora serotina*, l'activité maxima du méristème se montre cependant vers l'extérieur, et l'on peut encore comparer le développement de la tige au mode ordinaire de fonctionnement du cambium libéro ligneux chez les Dicotylédones.

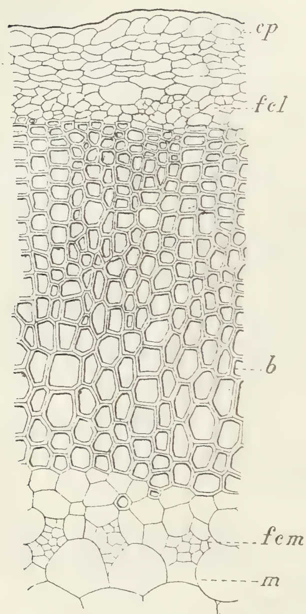


Fig. 9. — Tige adulte de *Chlora serotina*; mêmes lettres que dans les figures 7 et 8.

Chez le *G. saxosa* (fig. 3, Pl. II), la tige est peu volumineuse ; le méristème secondaire fonctionne très peu de temps et il est impossible de préciser la place du cambium ; la multiplication se fait dans toute l'épaisseur du tissu. La plupart des *Halenia*, quelques *Gentiana*, etc., nous offrent une localisation de l'activité du méristème très nette ; on peut voir, dans ce cas, la formation d'un véritable cambium au contact des premières trachées (fig. 10).

L'accroissement est aussi extrêmement rapide, et la lignification se fait de même brusquement, jusqu'aux îlots criblés externes. Contrairement à son mode ordinaire de formation, le bois secondaire s'est différencié pour cette espèce, dans les deux directions, et le liber est encore beaucoup plus réduit que dans les *Chlora* (fig. 11). Il n'existe plus, en dehors du tissu ligneux, que les amas de tubes criblés et quelques rares cellules de parenchyme.

L'endoderme et le péricycle ne sont guère faciles à délimiter, car le premier ne présente pas d'épaississements

latéraux; les fascicules criblés médullaires sont plus volumineux, mais situés dans la portion périphérique dont les éléments sont beaucoup plus petits.

Il arrive fréquemment que les trachées et les fascicules criblés internes prennent naissance tout à fait à côté l'un de l'autre, comme chez l'*Eryth. Centaurium* (fig. 2, Pl. V). Parfois même certaines de ces trachées sont plus proches de la moelle que les tubes criblés, de telle sorte que, plus tard, quand la lignification apparaît, quelques amas criblés se trouvent inclus dans le bois, vers sa face interne. Ce phénomène est très net dans l'*Exacum tetragonum* (fig. 1, Pl. VI).

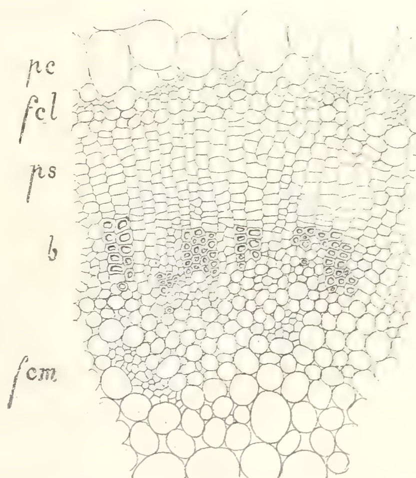


Fig. 10. — Coupe transversale dans la tige très jeune de *Gent. ciliata*. — *ps*, méristème secondaire; *b*, bois; *fcm*, fascicule criblé médullaire: *fcl*, fascicule criblé libérien; *pc*, parenchyme cortical. G = 200 d.

Du côté externe, la lignification peut intéresser tout le tissu jusqu'à l'endoderme, et les amas de tubes criblés qui représentent seuls le liber sont parfois enclavés dans la partie la plus externe du bois: le plus souvent, ils sont simplement adossés au cylindre ligneux du côté interne et directement appuyés sur l'endoderme du côté externe (fig. 3, Pl. V; fig. 2, Pl. VI). Cette particularité se présentait déjà chez le *G. ciliata* (fig. 11).

Ce mode particulier de développement est très général dans toute la famille, et il est rare de rencontrer des formations libériennes secondaires issues du fonctionnement bilatéral d'un cambium libéroligneux (*Lisianthus*, *Rusbyanthus*, etc.).

L'aspect du liber externe est donc caractéristique des Gentianacées; quand il se présente sous la forme d'une bande

épaisse, ce fait provient de ce que la lignification a été moins complète que dans les espèces citées précédemment. Dans quelques cas, il peut se former ultérieurement quelques assises nouvelles de parenchyme libérien secondaire; ce dernier est très pauvre en tubes criblés et n'en présente que

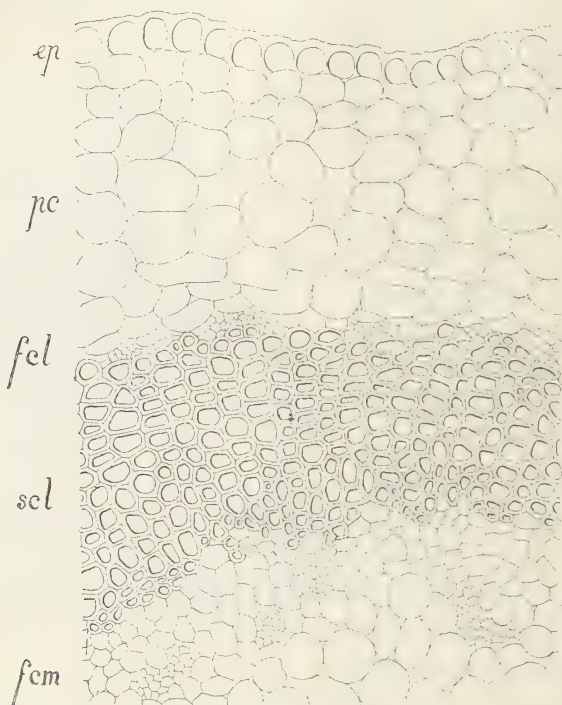


Fig. 11. — Tige adulte de *Gent. ciliata*. — *scl*, bois scléreux; mêmes lettres que dans la figure 10. G = 180 d.

de rares petits paquets tout à fait comparables aux amas primaires.

Les tubes criblés de la moelle prennent aussi naissance dans la tige très jeune par des divisions rapides de quelques cellules médullaires; ils sont contemporains de ceux que nous avons vus se former dans la bande méristématique primaire. Comme la plupart du temps les Gentianées n'ont de tubes criblés surnuméraires qu'à la partie interne du bois, nous leur donnerons simplement le nom de *fascicules*

criblés périmédullaires, en indiquant par là leur position, sans vouloir rien préjuger de leur origine.

Il nous reste encore à signaler, dans les fascicules criblés médullaires de certaines espèces de Gentianées, l'apparition d'éléments vasculaires, vaisseaux annelés ou spiralés, qui se différencient en un point quelconque de l'îlot encore en voie de division, mais postérieurement aux tubes criblés. De pareilles formations se rencontrent vers la partie centrale de la moelle de quelques *Gentiana* (*G. pneumonanthe*, *lutea*, *purpurea*, *bavarica*) (fig. 2, Pl. I); ils constituent de véritables *fascicules cribro-vasculaires surnuméraires*, contemporains des différents éléments conducteurs qui ont pris naissance dans la région normale (1).

Enfin, une dernière anomalie de formation nous est offerte par la plupart des *Chironia*, certains *Crawfurdia* volubiles, l'*Orphium frutescens* et l'*Ixanthus viscosus*. Ces plantes, souvent très ligneuses, possèdent, dans l'intérieur de l'anneau ligneux très compact, des îlots de parenchyme resté mou et dans lequel on rencontre des tubes criblés, déjà signalés par Vesque et Solereder, chez les *Chironiées*. Le développement du bois, chez ces plantes, est beaucoup plus lent et le liber externe, très mince, reste pauvre en tubes criblés; le fonctionnement cambial est entièrement centrifuge et la lignification immédiate. En de certains endroits, quelques assises restent parenchymateuses, et comme la lignification reprend peu de temps après, sur toute la périphérie, il en résulte l'inclusion d'un petit îlot de parenchyme ligneux, au milieu des fibres généralement très épaisses qui l'entourent.

Dans ce parenchyme, on ne tarde pas à voir apparaître des cloisons nouvelles, qui donnent naissance à des tubes criblés, et, parfois, cette multiplication commence avant l'inclusion complète de l'îlot (*fe*, fig. 1, Pl. I). Ces fascicules criblés intraligneux sont donc bien du *xylème criblé* analogue

(1) E. Perrot, *Sur le tissu*, etc. (*loc. cit.*).

à celui de la racine et tout à fait comparable aux formations décrites par Chodat (1), dans un grand nombre de familles ; il n'y a pas ici de fonctionnement anormal du cambium, mais une différenciation anormale de tubes criblés dans la région ligneuse. Ceci prouve que l'on doit envisager le cambium comme ayant la fonction d'engendrer, dans une ou deux directions, un tissu parenchymateux équivalent et susceptible de donner naissance indifféremment à des éléments mécaniques ou conducteurs, suivant les besoins de la plante. Généralement, les tubes criblés se produisent dans le parenchyme centripète et les vaisseaux dans le parenchyme centrifuge ; mais il peut arriver que, grâce à des influences adaptationnelles prolongées, la structure de la tige se modifie et que les éléments criblés ne puissent se produire dans leur région normale en quantité suffisante ; c'est alors qu'on les voit apparaître, soit dans le parenchyme ligneux, soit à la périphérie de ce parenchyme vers la moelle.

La moelle des Gentianées est généralement résorbée en partie, après la floraison ; la portion centrale, formée presque toujours de larges cellules arrondies, la plupart du temps sans tubes criblés, se disloque et ne tarde pas à disparaître, laissant une large lacune centrale contenant les débris des cellules. Si la moelle comprenait des fascicules conducteurs au centre, ceux-ci disparaissent avec elle ; leur présence n'est que temporaire et il paraît évident qu'ils n'avaient d'utilité que jusqu'à la floraison. Les fascicules criblés de la périphérie de la moelle sont *nécessaires* aux plantes qui nous occupent, mais ceux de la partie centrale ne sont que des éléments *complémentaires*, appelés à disparaître quand leur fonction est achevée.

La coupe longitudinale n'est intéressante que pour montrer la disposition des différents éléments mécaniques et conducteurs. Chez le *Gentiana asclepiadea*, par exemple (fig. 12), le liber normal L est formé d'éléments parenchy-

(1) Chodat, *Contribution à l'étude des anomalies du bois* (*loc. cit.*).

mateux allongés, étroits, pauvres en tubes criblés; la partie externe du bois est d'abord fibreuse, puis devient scléreuse, à éléments larges et ponctués; vers le centre, elle montre quelques trachées, séparées des tubes criblés périmédullaires par des éléments parenchymateux. Les tubes criblés ont des parois grillagées munies d'une large ponctuation unique et

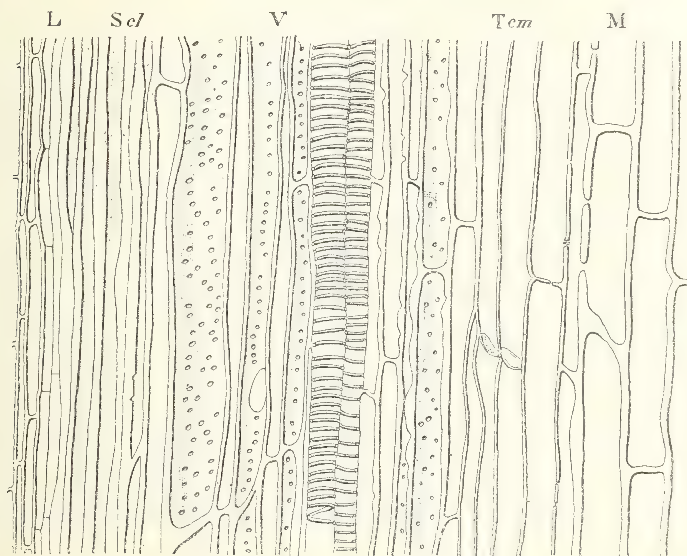


Fig. 12. — Coupe longitudinale de la tige de *Gent. asclepiadea*. — L, liber normal; *scl*, sclérenchyme ligneux; V, vaisseaux; T*cm*, tubes criblés médullaires; M, moelle.

disposées obliquement; les cellules de la moelle M ont leurs parois un peu épaissies.

Le cylindre ligneux présente deux régions distinctes, l'une externe, dont la fonction, d'une façon non équivoque, est purement mécanique, l'autre interne qui est chargée du rôle conducteur.

En résumé, l'histoire du développement de la tige des Gentianacées nous montre que, par suite de l'absence de tissu mécanique externe, le rôle de soutien et de protection est dévolu à la partie extérieure du bois. Comme conséquence, le liber normal est très réduit, tandis que c'est,

au contraire, la région périphérique de la moelle qui contient à la fois les trachées et le plus grand nombre de tubes criblés. Cette zone, issue de la région interne de l'anneau méristématique de la jeune tige, est appelée à jouer le rôle prépondérant pour la fonction physiologique conductrice de l'eau et des sucs élaborés.

Étudions maintenant les principales modifications que peuvent subir les différentes parties de la tige adulte.

Épiderme. — L'épiderme est toujours persistant, avec une cuticule parfois mince (fig. 1, Pl. V; fig. 13, *ep*), ou assez épaisse et lisse (fig. 2, 3, 4, Pl. V ; fig. 2, Pl. VI), ou bien plus ou moins fortement plissée, ridée ou striée (fig. 10, Pl. IV). Enfin, il arrive souvent que les cellules épidermiques soulèvent leur paroi externe en des sortes d'émergences courtes ou de papilles fortement striées, cylindriques ou coniques (fig. 11, 12, 13, 14, Pl. IV). Ces papilles peuvent atteindre des dimensions relativement grandes et constituer parfois, mais rarement, de véritables poils uni ou bicellulaires. Ce dernier cas se rencontre chez quelques *Sweertia* et aussi dans l'*Orphium frutescens*. Signalons enfin une gélification, assez fréquente et plus ou moins profonde, de la paroi interne des cellules épidermiques.

Parenchyme cortical. — L'écorce reste toujours primaire sans apparition de périderme ; elle est formée de cellules arrondies irrégulières, laissant entre elles des méats plus ou moins grands, parfois de véritables lacunes. On ne rencontre de collenchyme sous-épidermique que très rarement; mais, souvent, la paroi des cellules se gélifie et l'épiderme est séparé de l'assise sous-jacente par une couche de matière mucilagineuse assez nette (fig. 3, Pl. II). Le parenchyme cortical s'aplatit généralement, les parois subissent des modifications profondes, elles deviennent plus épaisses, se gonflent irrégulièrement ; le contenu cellulaire disparaît plus ou moins complètement, et, dans certaines espèces, toute l'écorce subit la transformation cornée (fig. 6, Pl. II). L'écorce ne contient pas de tissu mécanique, si ce n'est

dans quelques genres exotiques, de l'Amérique et de l'Afrique tropicales, chez lesquels on rencontre quelques grosses cellules scléreuses, arrondies et allongées longitudinalement.

Endoderme. — L'endoderme de la tige ne présente que par exception des cellules avec quelques divisions secondaires radiales (fig. 1, Pl. I). Les épaississements latéraux sont presque toujours franchement caractérisés, et une subérification plus ou moins profonde atteint souvent toute la paroi, qui est alors imprégnée de matières tannoïdes et paraît de couleur brun rougeâtre. La subérification complète de l'endoderme semble être connexe de la transformation cornée plus ou moins intense de l'écorce.

Péricycle. — Le péricycle ne possède jamais qu'une assise de cellules parenchymateuses, quand il n'est pas interrompu par la lignification dont nous avons déjà parlé. Ce n'est que très rarement (*Lisianthus*, *Rusbyanthus*, etc.) que l'on rencontre quelques fibres mécaniques dans cette région.

Liber. — Le liber des *Gentianoïdées* possède une allure tout à fait caractéristique, d'une généralité presque absolue. Toujours très peu abondant, il forme une lame composée de quelques assises parenchymateuses contenant, de place en place, un amas de très fins tubes criblés primaires (fig. 1, 3, 4, Pl. V). Souvent il est réduit à ces amas criblés quand la lignification s'est prolongée jusqu'à l'endoderme ; ce fait est très fréquent dans les pédoncules floraux (fig. 2, Pl. VI ; fig. 11, Pl. VII).

Bois. — Le mode de formation du bois nous a montré la disposition des éléments en deux zones, souvent assez nettement tranchées : l'une externe, surtout mécanique ; l'autre interne, surtout vasculaire. Ce bois est toujours très compact, en files radiales irrégulières, sans rayons médullaires ; cependant quelques espèces tropicales, comme beaucoup d'*Héliées* par exemple, possèdent un cylindre ligneux dont le développement se rapproche sensiblement du mode ordinaire, et qui montre des rayons médullaires unisériés. Ces rayons de cellules lignifiées et allongées dans le sens radial

séparent des épaisseurs plus ou moins grandes de fibres et vaisseaux ligneux. D'ailleurs, le groupe des *Héliées* semble rattacher anatomiquement les Gentianacées aux familles voisines, telles que les Solanées, par exemple.

Rappelons encore la présence des fascicules criblés intraligneux des *Chironia*, *Orphium*, *Crawfurdia*, *Ixanthus*.

Moelle. — Tissu conducteur surnuméraire. — Nous avons vu comment il apparaissait *sans exception*, *dans toute la famille*, des fascicules criblés adjacents au bois, souvent contigus aux trachées. Ces amas criblés sont toujours isolés, plus ou moins volumineux, situés dans un parenchyme qui n'est que très rarement sclérifié. Outre ces formations médullaires, il en existe souvent d'autres dans la profondeur de la moelle, et il peut même, comme il a été dit, s'y surajouter quelques éléments ligneux. La portion centrale de la moelle se résorbe presque toujours et la tige des Gentianées, après la floraison, est fistuleuse. Souvent une zone annulaire, plus ou moins sclérifiée, borde la lacune centrale et protège aussi la région périphérique conductrice de la moelle.

Dans les espèces qui contiennent des fibres scléreuses corticales, on trouve souvent des fibres médullaires analogues, protégeant les amas de tubes criblés; chez les autres espèces, il est très rare de rencontrer quelques cellules arrondies et scléreuses dans la moelle (*cs*, fig. 2, Pl. I).

Gentianoïdées saprophytes. — Les espèces saprophytes ont une structure particulière qui peut cependant se rapporter facilement au type général. Chez les saprophytes qui contiennent encore une petite quantité de chlorophylle (*Obolaria*, *Voyriella*, etc.), le cylindre central, quoique très réduit, présente les mêmes caractères que chez les autres plantes de la famille, sauf une réduction extrême du liber normal. Dans les espèces que l'on considère comme complètement privées de chlorophylle (certains *Leiphaimos*, *Bartonia verna*), l'anneau ligneux est disjoint, et il ne reste plus que 4-6 faisceaux vasculaires. L'anatomie de diverses espèces de *Leiphaimos* a déjà fait l'objet de quelques recherches de

Johow (1) dont nous parlerons plus loin. Décrivons comme type la tige de *Leiphaimos aphylla* (fig. 13).

L'épiderme est formé de longues cellules à paroi mince : l'écorce est réduite à 3-4 assises de cellules parenchymateuses sans méats. Un anneau de sclérenchyme, aminci, situé derrière les faisceaux conducteurs, représente le squelette

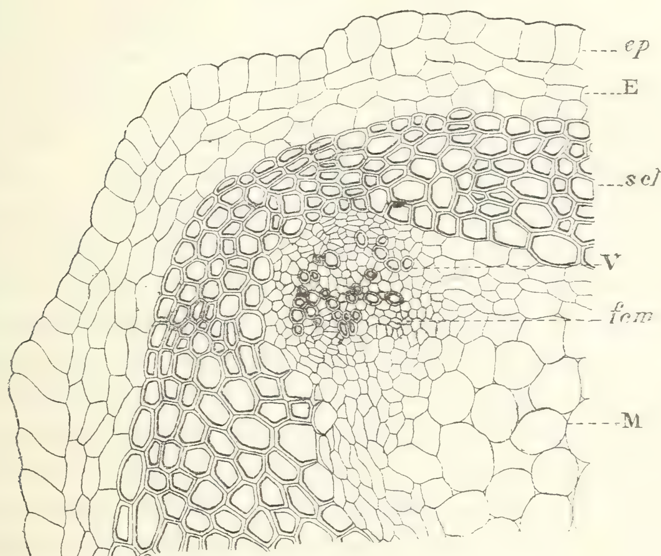


Fig. 13. — Coupe transversale de la tige de *Leiphaimos aphylla*. — *ep*, épiderme ; E, écorce ; *scl*, anneau scléreux ; V, vaisseaux ; *fcm*, fascicules criblés périmédullaires.

de la tige ; il est formé de longues cellules épaissies et munies de fines ponctuations.

Les vaisseaux ligneux sont réunis en six amas et séparés de la bande scléreuse par plusieurs cellules parenchymateuses contenant peut-être quelques tubes criblés. Ces derniers se montrent en petits amas assez nets, sur les côtés et à la partie interne des paquets vasculaires, et donnent ainsi l'apparence de faisceaux concentriques. La portion centrale de la moelle est résorbée. Chez le *L. parasitica*, l'écorce est plus

(1) Johow, *loc. cit.*

épaisse et l'endoderme, reconnaissable à ses plissements latéraux, est appuyé directement sur l'anneau scléreux. Les six amas vasculaires ne sont plus libres, mais forment six pointes saillantes dans la moelle et entourées de fascicules criblés; il n'existe plus de liber externe. Enfin, chez le *Bartonia verna*, les *L. flavescens* et *tenella*, la bande scléreuse elle-même disparaît, et l'on ne voit plus que quatre amas conducteurs, composés de quelques trachées centrales, autour desquelles se sont différenciés quelques petits îlots de tubes criblés. Dans les premières espèces, la réduction due aux conditions d'existence saprophyte a porté sur le liber normal, qui a disparu, et l'anneau scléreux peut être considéré comme l'équivalent de la zone externe fibreuse des autres Gentianacées à liber très mince ; de même les amas vasculaires, enclavés dans le sclérenchyme ou libres, sont équivalents à la zone interne vasculaire et à la bande parenchymateuse contenant les tubes criblés adjacents au bois et situés à la périphérie de la moelle chez les espèces plus élevées.

Ményanthoïdées. — Nous connaissons déjà la structure de la tige rhizomateuse; il nous reste à nous occuper de celle de la hampe florale qui, généralement d'ailleurs, lui est parfaitement comparable, sauf chez les *Limnanthemum* à feuilles nageantes. Toutes les ramifications partant du rhizome se terminent, dans ces plantes, par une feuille, et pourraient être considérées comme étant toutes des pétioles. Cependant, chez quelques-unes, on remarque, à une très faible distance de la feuille, une sorte de cyme contractée, dont tous les pédicelles réunis au même point se terminent par une fleur. R. Wagner a étudié avec soin les relations morphologiques et le développement de ces fascicules floraux (1). Ce pseudo-pétiole est en réalité une tige florifère, et l'on ne doit considérer comme pétiole véritable que la courte portion de l'organe située au delà du point d'insertion des pédoncules floraux. La feuille terminale joue, en effet, le rôle de bractée,

(1) R. Wagner, *loc. cit.*

et son pétiole est resté dans l'axe de la tige qu'il paraît prolonger, le bouquet de fleurs étant rejeté latéralement. Nous avons vu que Göbel considère cette disposition spéciale comme une adaptation biologique, la feuille s'appuyant sur l'eau et constituant un point d'appui solide aux fleurs dont l'épanouissement doit se faire au dehors. D'ailleurs, la structure anatomique est toute différente ; la partie située au-dessous de l'inflorescence possède un cylindre central avec des faisceaux séparés mais entourés d'un endoderme propre. Au contraire, dans la partie supérieure, on trouve la structure fasciculaire disjointe du pétiole, avec sept faisceaux disposés en arc, le médian étant sensiblement plus volumineux.

Dans les Ményanthoïdées, la tige présente un épiderme à cuticule mince et lisse, un parenchyme cortical à lacunes régulières, de dimensions variables, interrompues çà et là par des diaphragmes transversaux ; l'endoderme est parenchymateux, sans plissements latéraux. Dans certains cas, la région péricyclique forme une bande plus ou moins épaisse de tissu scléreux à éléments aréolés ; chez le *Neph. crista-galli* (fig. 9, Pl. VIII), les faisceaux libéroligneux sont complètement inclus au milieu du sclérenchyme, mais il persiste toujours à la pointe du faisceau, du côté interne, un amas de parenchyme mou, comme dans le rhizome. Souvent, au lieu d'un anneau libéroligneux complet, on voit seulement un certain nombre de faisceaux, séparés par des rayons médullaires larges et parenchymateux (beaucoup de *Villarsia*). Le liber, très développé, est protégé par des calottes de fibres péricycliques très épaissies, très nombreuses (*V. lasiosperma*) ou en très petit nombre (*Men. trifoliata*). Des fibres analogues protègent parfois les îlots de parenchyme conducteur surnuméraire de la pointe des faisceaux. La moelle est constituée par de larges cellules arrondies, limitant des lacunes régulières analogues à celles de l'écorce.

La tige des *Limnanthemum* possède une structure tout à fait particulière. Chez le *L. Nymphoides*, le cylindre central, composé de quelques faisceaux disjoints, ne présente pas de

tissu de protection, et l'on rencontre, dans l'écorce, quelques petits faisceaux épars. Dans les autres espèces de la sect. *Nymphæanthe*, la disposition de l'appareil vasculaire est bien différente. La tige emprunte au rhizome un volumineux paquet de tissu conducteur, qui se divise aussitôt en un certain nombre de cordons. Ces derniers se ramifient à leur tour, les plus petits se rendant à la périphérie. Il en résulte qu'une coupe transversale présente toujours un nombre assez élevé de faisceaux libéroligneux, les plus volumineux étant disposés vers le centre ; cette ramification est facile à étudier en coupe longitudinale, et l'on peut même parfois la constater en coupe transversale. Göbel rapproche cette disposition anatomique de celle des Monocotylédones, mais les faisceaux sont ouverts et susceptibles d'accroissement ultérieur, comme ceux des Dicotylédones. Au centre, presque toujours, il persiste deux faisceaux accolés par leur parenchyme conducteur surnuméraire (fig. 5, Pl. VII ; fig. 1, Pl. IX) et qui représentent le cylindre central. Il paraît probable que nous sommes encore ici en présence d'une adaptation au milieu physique. Le grand développement des lacunes aérifères et leur nombre considérable obligent ces plantes à répandre leur tissu conducteur dans toute leur épaisseur, et les faisceaux libéroligneux se ramifient à la façon des nervures des feuilles. Au niveau du point d'insertion de l'inflorescence, le tissu général devient plus compact et c'est sur un espace très court que se fait la distribution des éléments vasculaires, se rendant dans les pédoncules floraux. Ces derniers présentent la même structure que la tige, mais il se forme une sorte de cylindre central par la coalescence de plusieurs faisceaux, et l'on ne rencontre plus guère de petits faisceaux épars dans la région corticale (fig. 7, Pl. VII).

Au-dessus de l'inflorescence, la disposition reste celle de la tige, mais un des faisceaux devient plus volumineux et indique la symétrie bilatérale du pétiole. Les sclérites rameux et lisses, déjà signalés dans le rhizome, sont plus nombreux dans la tige ; leur nombre est extrêmement

variable suivant les espèces. On n'en rencontre jamais chez les *Menyanthes* et *Nephrophyllidium*, et ils sont très rares chez quelques *Villarsia* à tige munie de tissu mécanique bien développé.

§ 4. — Pétiole.

Gentianoïdées. — Le pétiole existe rarement chez les Gentianées terrestres, dont les feuilles sont presque toujours sessiles ou amplexicaules. Cependant les feuilles basales de quelques espèces possèdent un court pétiole. Sa structure n'offre rien de particulier; le système libéroligneux forme un arc dont les cornes se disjoignent quelquefois pour donner deux très petits faisceaux. Le péridesme est bien développé et l'on y rencontre toujours des fascicules criblés surnuméraires.

Ményanthoïdées. — Dans cette sous-famille, le pétiole est au contraire généralement d'une grande longueur; chez les *Menyanthes*, *Nephrophyllidium,* le système fasciculaire (fig. 1, 2, Pl. VII) est composé d'un certain nombre de faisceaux semblables à ceux de la tige et du rhizome, et comme eux parfois protégés par quelques fibres.

Dans les espèces de la sect. *Nymphæanthe* du genre *Limnanthemum*, le pétiole présente la même structure que la tige ou le pédoncule floral, c'est-à-dire des faisceaux isolés, ramifiés; mais avec un peu d'attention, on remarque qu'un des faisceaux, plus volumineux, indique généralement la symétrie bilatérale (fig. 4, 6, Pl. VII). Dans la gaine des feuilles de *V. lasiosperma*, les faisceaux sont isolés en deux rangées orientées dans le même sens, le bois vers la face supérieure, et l'on voit très facilement leurs ramifications. Le pétiole présente un système fasciculaire un peu différent, la symétrie bilatérale est accusée par un faisceau plus gros, mais les autres sont disposés en un cercle, à l'intérieur duquel on rencontre de nouveaux faisceaux ayant tous leur endoderme propre (fig. 3, 4, Pl. VII).

§ 5. — Feuille.

Gentianoïdées. — La structure anatomique du limbe de la feuille, variable pour les espèces, présente néanmoins un certain nombre de caractères que l'on retrouve dans l'ensemble de la famille. L'épiderme est souvent recticurviligne à la face supérieure, ou plus ou moins ondulé (fig. 1, 2, 3, 15, Pl. IV); l'épiderme inférieur est toujours fortement ondulé et formé de cellules plus petites avec de très nombreux stomates. Ces derniers sont fréquemment très rares ou nuls à la face supérieure, excepté chez les petites espèces des hautes montagnes; ils sont généralement arrondis, ou un peu plus longs dans le sens de l'ostiole, ou très gros (*G. pyrenaica*, etc.), ou bien ovoïdes, petits (*Crawfurdia japonica*, etc.).

Leur mode de formation est très simple et toujours constant dans toutes les espèces. Il est conforme aux schémas (B, C, D, fig. 14). La cellule mère stomatique se partage en trois par deux cloisons successives, puis la petite cellule du milieu se cloisonne à son tour pour donner les deux cellules stomatiques. Suivant la position de la deuxième cloison, le stomate adulte sera entouré de trois ou quatre cellules dont deux restent généralement plus petites; ce sont les deux cellules annexes (B, C, E, F, H, fig. 14; fig. 2, 3, 4, 7, Pl. IV; fig. 4, Pl. VI).

Parfois, il apparaît un cloisonnement de plus, et le stomate reste inclus dans la cellule qui lui a donné naissance, car les trois cellules annexes ne s'agrandissent que d'une très faible quantité (G, fig. 14; fig. 6 et 7, Pl. VI). Quand le nombre des stomates est très élevé, ils sont forcément très rapprochés les uns des autres, et il devient difficile de déterminer le nombre des cellules accessoires vraies, surtout si leur développement se rapporte aux schémas B, C; dans le dernier cas D, nous avons toujours vu les cellules annexes plus petites et facilement reconnaissables. Cette disposition constante des cellules autour des stomates constitue un véritable caractère de famille.

D'une façon très générale, les stomates sont situés au niveau de l'épiderme ; très rarement on les trouve un peu enfoncés (*G. utriculosa*, fig. 7, Pl. IV), quelquefois aussi un peu en relief (fig. 1, Pl. VI).

En coupe transversale, les stomates sont formés de deux petites cellules stomatiques à épaississements disposés sous forme de deux amas sur les parois interne et externe (fig. 1, Pl. VI ; fig. 1, 4, Pl. III), ou avec une antichambre, l'os-

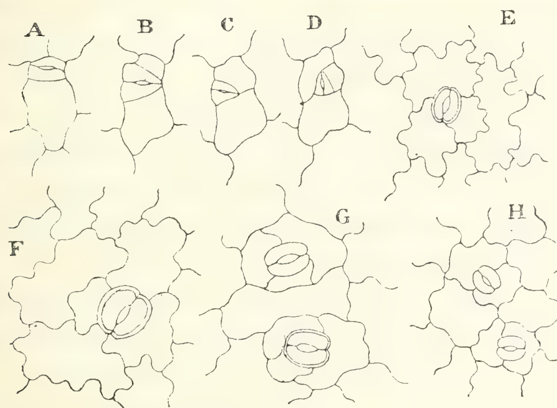


Fig. 14. — Stomates des *Gentianacées*. — A, schéma de la formation d'un stomate chez les Ményanthoïdées ; B,C,D, schémas identiques chez les Gentianoïdées ; E, stomates de *G. purpurea*, épiderme supérieur ; F, stomates de *G. excisa*, épiderme supérieur ; G, stomates de *Ch. pedoncularis* ; H, stomate d'*Erythræa*. G = 250 d.

tiole étant un peu enfoncé (fig. 6, 7, Pl. IV). Dans toutes les Gentianées terrestres, on ne rencontre jamais de stomates aquifères, ni de tissu spécial à l'extrémité des dents des feuilles ou des terminaisons vasculaires principales.

La cuticule épidermique est presque toujours lisse, assez épaisse dans les espèces européennes, parfois plus ou moins striée. Mais dans les Gentianoïdées de l'Asie, et en particulier de la Chine, il n'en est pas de même.

Les cellules épidermiques se soulèvent au centre en une émergence creuse, analogue à celles que nous avons déjà décrites pour la tige. Ces éminences, le plus souvent courtes et coniques, sont nombreuses, surtout sur les bords du

limbe, qui prend une apparence plus ou moins scabre.

Quelquefois, comme chez les *Sw. Griffithsii*, *G. fastigiata*, etc., presque toutes les cellules du bord du limbe présentent ces sortes de papilles coniques, striées (Voy. Pl. IV et VI). Vu de face, l'épiderme présente l'aspect offert par la figure 8, Pl. IV. D'autres fois, ces papilles sont très élevées, cylindriques, et présentent de face, en coupe optique (1), l'image de la figure 15, Pl. IV; enfin, dans quelques espèces de *Sweertia*, chez l'*Orphium frutescens*, certaines de ces papilles s'allongent démesurément et deviennent de véritables poils unisériés avec 1, 2 cloisons (fig. 7, 8, 11, Pl. VI). L'espèce de *Sweertia* qui nous a montré ces productions les mieux développées est encore indéterminée; elle provient de la Chine, et nous a été donnée par M. Franchet, dont le travail de classification des Sweertiées de cette région est encore inachevé.

La disposition des stomates, et la conformation de l'épiderme, peuvent souvent donner de bons caractères taxinomiques.

Le mésophylle est généralement formé de cellules arrondies, sans différenciation tranchée en parenchyme palissadique. Les assises supérieures, composant la couche chlorophyllienne, ont simplement leurs cellules un peu plus ovoïdes, alignées perpendiculairement à l'épiderme, et un peu plus serrées. Le reste du mésophylle possède de nombreux et larges méats, et souvent les cellules qui le composent sont largement ondulées et rameuses (fig. 1, 2, 4, 5, Pl. III; fig. 1, Pl. VI). On rencontre cependant assez fréquemment des espèces à mésophylle franchement bifacial (fig. 2, 4, Pl. III; fig. 3, 9, Pl. VI), ou nettement homogène (fig. 3, Pl. III).

L'étude du mésophylle foliaire de ces plantes est extrêmement difficile sur les échantillons d'herbier, car il est souvent

(1) Le dessin représentant la coupe optique ne montre ni le sommet ni la base de la papille; nous avons cru cependant nécessaire d'indiquer les parois des cellules, sur lesquelles se projettent ces papilles.

impossible de faire reprendre aux tissus une forme suffisamment rapprochée de leur structure normale. Si l'on désirait faire une étude d'anatomie descriptive des espèces, il serait absolument nécessaire de se procurer des échantillons fraîchement récoltés, où ayant été conservés dans des liquides appropriés. Pour les tiges, quoi qu'en dise Gilg (1), l'histologie, même sur les échantillons d'herbier, est toujours assez facile, en prenant quelques précautions; mais les feuilles, à cause de leur parenchyme si lacuneux, de l'absence de tissu mécanique, et aussi par suite de la gélification fréquente des membranes, ne permettent souvent que l'étude des épidermes, et de l'appareil stomatique. La transformation mucilagineuse des parois internes des cellules épidermiques et des parois des cellules du mésophylle est parfois tellement complète que, si on les plonge dans l'eau, la feuille se gonfle, se boursoufle, et prend l'aspect d'une masse gommeuse. Au microscope, on ne voit plus nettement que les deux cuticules : c'est ce qui arrive très fréquemment quand on veut étudier certaines Gentianées de l'Asie.

La gélification des parois est moins intense dans les espèces de nos pays; mais il n'est pourtant pas difficile de la constater, au moyen de l'hématoxyline, dans les *G. bavarica*, *excisa*, *verna*, *pyrenaica*, etc. Parfois, la paroi interne de l'épiderme est séparée de la paroi externe de la première rangée du mésophylle par une bande mucilagineuse (fig. 3, Pl. III). Cette transformation des membranes nous a souvent obligés, dans le chapitre d'anatomie descriptive des genres, à passer sous silence les détails de structure du mésophylle.

Enfin, une particularité intéressante de la feuille consiste dans la modification plus considérable que subissent les parois cellulaires chez certaines espèces. Ce n'est plus une simple gélification, mais une véritable transformation cornée

(1) Gilg, *loc. cit.*

ou cartilagineuse. La section *Chondrophylla* du genre *Gentiana* doit son nom à ce fait, que presque toutes les espèces qui la composent possèdent des feuilles bordées d'une lame plus ou moins large, sans chlorophylle et d'une consistance absolument comparable à du cartilage. Chez le *G. albescens*, cette chondrification atteint la moitié de la surface du limbe et donne à la plante un aspect blanchâtre tout particulier ; dans la plus grande partie de la lame cornée, il ne subsiste plus que les deux épidermes, dont les parois sont énormément épaissies (fig. 6, Pl. III); mais conservent encore leurs papilles coniques.

Dans d'autres espèces, le bord corné reste peu développé et conserve l'épaisseur normale du limbe, mais toutes les parois cellulaires sont transformées. La coupe de *G. quadrifaria* (fig. 5, Pl. III) offre un excellent exemple de la structure de cette lame cornée, bordant les feuilles d'un grand nombre d'espèces.

Ményanthoïdées. — Les Ményanthoïdées possèdent deux sortes de feuilles: les unes dressées, foliolées ou entières, appartenant aux plantes marécageuses ; les autres arrondies, plus ou moins cordiformes à la base, nageant à la surface de l'eau et portées sur de longues tiges ou pétioles dont nous nous sommes déjà occupé. L'épiderme est formé de cellules à parois peu ondulées, avec une cuticule assez épaisse dans les espèces à feuilles dressées, et parfois présentant un petit mamelon proéminent vers le milieu ; cette production peut être rapprochée des émergences coniques et des papilles des Gentianoïdées. Les stomates sont nombreux, aux deux faces, chez les plantes à feuilles dressées, et répandus seulement à la face supérieure chez les *Limnanthemum* à feuilles nageantes. Ils dérivent toujours du schéma A, fig. 14, c'est-à-dire qu'une cloison découpe, dans la cellule mère, une petite cellule fille qui donne les deux cellules stomatiques ; il n'existe alors qu'une seule cellule annexe qui acquiert un développement presque aussi grand que les cellules épidermiques voisines (fig. 10, Pl. VII ; fig. 4, Pl. IX).

Les stomates sont donc toujours entourés de 4-6 cellules.

L'épiderme inférieur des feuilles nageantes des *Limnanthemum* et aussi de quelques espèces de *Villarsia* offre quelques particularités de structure intéressantes. Examinons une feuille de *Limn. Nymphoides :* la face inférieure est de coloration violet-lilas et d'aspect nettement chagriné, même à l'œil nu.

A la loupe, on aperçoit à la surface une série de plages

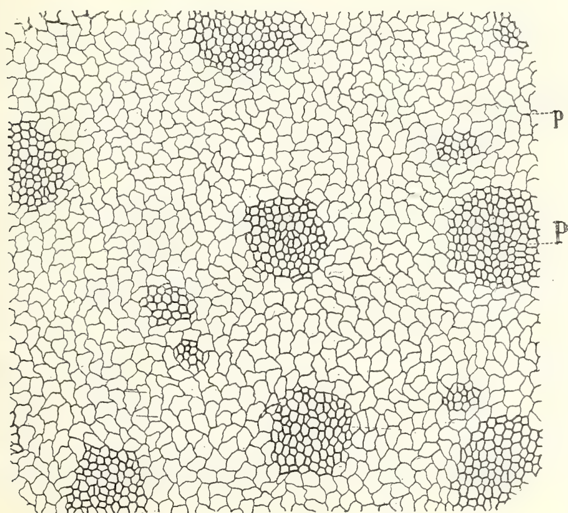


Fig. 15. — Épiderme inférieur de la feuille du *Limnanthemum Nymphoides*, vu à un faible grossissement (70 diamètres). — P, plages tannifères ; *p*, cellules épidermiques normales.

discoïdes, brunâtres, nettement délimitées et se distinguant facilement du reste de l'épiderme.

Un lambeau de cet épiderme, enlevé au rasoir, placé sous le microscope, montre ces plages brunes, de dimensions variables, disséminées sans ordre (fig. 15, P), formées de cellules à parois rectilignes, un peu épaissies, imprégnées d'une matière brune et contenant de nombreux grains de chlorophylle. Les sels de peroxyde de fer donnent, avec ces cellules, les réactions des matières tannoïdes qui remplissent certaines d'entre elles, et imprègnent la membrane des autres.

Les cellules épidermiques situées entre ces plages sont un peu onduleuses, à membrane excessivement mince, comme dans les feuilles nageantes des plantes aquatiques, et contiennent un pigment violet-lilas. C'est ce pigment qui donne à la face inférieure de la feuille l'aspect signalé plus haut, et la plupart des physiologistes paraissent s'accorder aujourd'hui à lui reconnaître la fonction d'absorber les rayons calorifiques inutilisés par la chlorophylle, pour servir ainsi à emmagasiner la chaleur nécessaire à la formation des hydrates de carbone de la plante.

A un plus fort grossissement (fig. 2), on constate que les plages tannifères (P) abritent un mésophylle serré, dont les cellules contiennent un grand nombre de plastides chlorophylliens.

En coupe transversale (fig. 2, Pl. IX), la feuille offre : un épiderme supérieur à nombreux stomates, formés de deux petites cellules stomatiques à parois peu épaisses, découpées dans les cellules épidermiques ; un parenchyme chlorophyllien de trois à quatre assises de cellules allongées, elliptiques, dont les plus internes laissent entre elles de nombreux méats ; ce parenchyme occupe environ la moitié de l'épaisseur de la feuille ; un mésophylle très lacuneux avec, çà et là, de rares sclérites rameux, lisses, que l'on considère généralement comme l'élément de défense de la plante contre la dessiccation ; enfin un épiderme inférieur hétérogène, sans stomates.

On ne rencontre jamais, dans cette feuille, comme dans celles de toutes les Ményanthoïdées, ni poils tecteurs, ni cristaux d'oxalate de calcium.

L'épiderme inférieur est très intéressant. La plupart des cellules épidermiques normales contiennent, en solution, le pigment violacé dont il a été question ; elles sont assez grandes et séparées des lacunes aquifères par une ou deux épaisseurs de cellules du mésophylle. Au niveau des plages tannifères, les cellules épidermiques sont, au contraire, plus petites, et les assises sous-jacentes de cellules sont sem-

blables, assez riches en chloroplastides; elles paraissent provenir de divisions ultérieures de ces mêmes cellules épidermiques.

Il serait intéressant de connaître la signification biologique de ces modifications si particulières de l'épiderme que personne, à notre connaissance, n'a encore signalées.

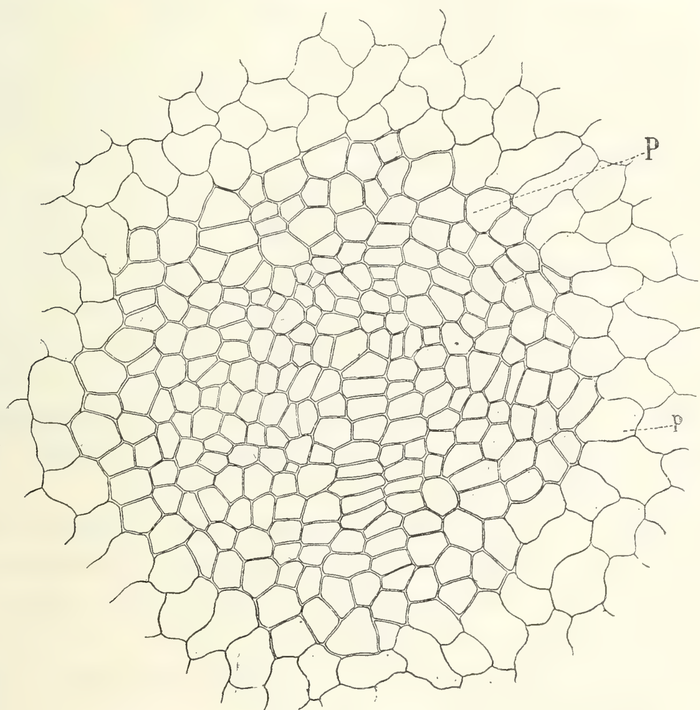


Fig. 16. — Portion de l'épiderme inférieur de la feuille du *L. Nymphoides*, vue à un fort grossissement (180 diamètres). — P, plages tannifères; *p*, cellules épidermiques normales.

Aucune relation n'existe entre les terminaisons vasculaires des nervures et ces plages tannifères. On est, sans doute, en présence d'une adaptation particulière de la plante à la vie aquatique. Peut-être ces plages représentent-elles des sortes de réflecteurs de la lumière solaire; la présence d'un plus grand nombre de chloroplastides à cet endroit, ainsi que la structure particulière des cellules, viendraient à l'appui de cette hypothèse.

Les plages en question condenseraient, pour ainsi dire, la lumière sur la chlorophylle, et le pigment violet des cellules épidermiques qui les entourent, en absorbant les rayons inutilisés par la chlorophylle, augmenterait la quantité de calorique nécessaire à ces sortes de feuilles, qui sont en contact avec un milieu liquide, dont la température est toujours inférieure à celle de l'air ambiant, au moins pendant la période active de la végétation.

Nous avons constaté, de plus, que les Algues inférieures et les parasites animaux, larves d'Insectes ou de Mollusques, venaient, de préférence, se fixer sur ces plages épaissies. Un échantillon de *Limnanthemum*, croissant hors de l'eau dans le Jardin botanique du Muséum, possédait aussi ces plages, mais leur nombre avait visiblement diminué, et elles avaient beaucoup perdu de leurs dimensions et de l'épaississement de leurs cellules. Peut-être, en adaptant lentement la plante à ces conditions nouvelles d'existence, pourrait-on faire disparaître ces formations, dont la présence est absolument constante sur tous les échantillons normaux des provenances les plus diverses.

Les plages tannifères ne sont pas l'apanage exclusif de la face inférieure du limbe foliaire ; on les retrouve assez abondantes sur le pétiole, les feuilles du calice, la paroi ovarienne, en grand nombre sur la gaine foliaire, et, çà et là, sur la tige rhizomateuse. Elles apparaissent de très bonne heure et sont déjà très bien formées dans le bourgeon.

La plupart des feuilles des genres *Limnanthemum* et *Villarsia* en sont pourvues, avec des caractères plus ou moins tranchés.

Le *Villarsia parnassifolia* F. von Müller, que nous avons pu cultiver dans les serres du Jardin de l'École supérieure de pharmacie (1), ainsi que les *Limn. Humboldtianum* et *lacunosum* Griseb., en offrent un bon exemple pour l'étude. Toutefois, nous appellerons seulement l'attention, pour le

(1) Nous devons les échantillons de culture de cette plante à l'obligeance de M. le professeur Haberlandt (de Graz).

moment, sur une espèce américaine de la Floride, le *Limn. aquaticum* (1), dont nous avons pu nous procurer quelques fragments à l'Herbier du Muséum.

La face inférieure de la feuille nageante de cette espèce est d'une couleur pourpre violacé, chagrinée à tel point

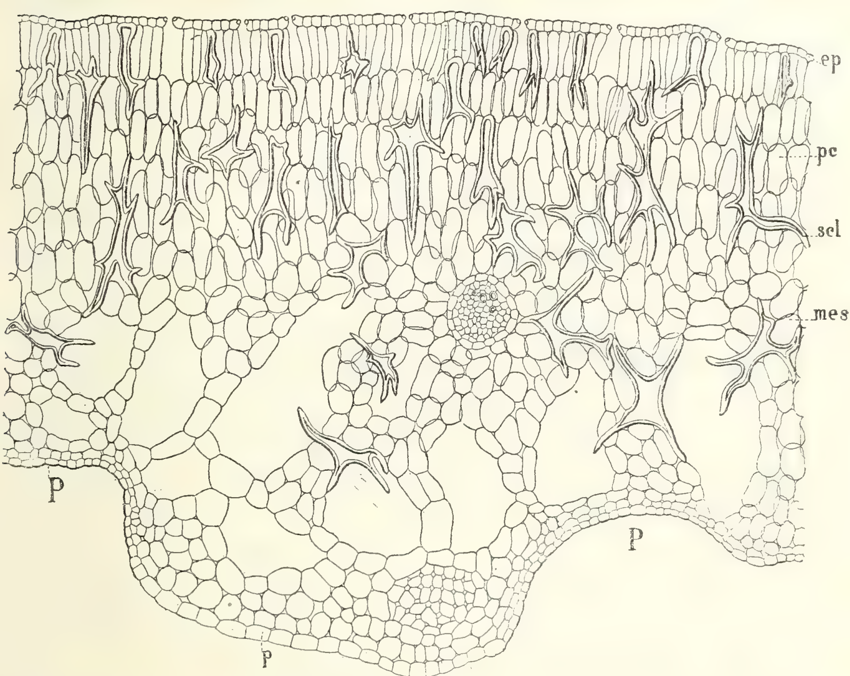


Fig. 17. — Coupe transversale du limbe foliaire du *Limnanthemum aquaticum.* — *ep*, épiderme supérieur ; *pc*, parenchyme chlorophyllien ; *mes*, mésophylle lacuneux ; *scl*, sclérites ; P, plages tannifères ; *p*, cellules épidermiques à pigment. G = 240 d.

qu'elle est devenue rugueuse ; elle paraît offrir l'exagération des productions particulières, signalées dans notre *Limnanthemum* indigène.

Sous l'épiderme supérieur stomatifère (*ep*, fig. 4) se trouve d'abord un parenchyme palissadique, comprenant deux

(1) Cette espèce, dont nous n'avons pu établir encore l'identité, ne présente pas les caractères du *Villarsia aquatica* Gmelin ou *Limnanthemum lacunosum* Griseb.

assises de cellules assez serrées, puis deux autres assises cellulaires de forme plus ovoïde, écartées les unes des autres. On remarque de nombreux sclérites (*scl*) rameux, lisses, et allongés perpendiculairement aux deux épidermes. Le mésophylle est extrêmement lacuneux, et les lacunes sont séparées par des diaphragmes transversaux formés de petites cellules à méats quadrangulaires, analogues à celles de beaucoup d'autres plantes aquatiques. Mais ce qui distingue et caractérise nettement cette feuille, c'est la conformation de la face inférieure.

Elle présente en effet un grand nombre de disques en relief, limités par des cellules épidermiques (*p*) à parois minces, contenant, en solution, un pigment de couleur pourpre violacé.

Entre ces disques, les parties déprimées ont, au contraire, un épiderme formé de cellules plus petites, avec quelques assises sous-jacentes semblables, imprégnées de matières tannoïdes. Elles nous paraissent être homologues des plages tannifères du *Limnanthemum Nymphoides*. Ces dépressions constituent parfois de véritables cryptes dans lesquelles on rencontre une faune et une flore assez variées : des œufs de Mollusques, des larves d'Insectes aquatiques, des Algues de toutes sortes, etc... Elles deviennent pour ainsi dire les *domaties* des feuilles de ces plantes aquatiques.

Contrairement à ce que l'on observe chez les Gentianées terrestres, des stomates aquifères se rencontrent sur toutes les feuilles des espèces aquatiques. Ils sont réunis par petits groupes, soit à l'extrémité des dents des feuilles (*Menyanthes*, *Nephrophyllidium*, beaucoup de *Villarsia*), soit simplement aux bords du limbe, aux endroits où viennent se réunir certaines terminaisons vasculaires.

Les stomates aquifères communiquent toujours avec un tissu spécial, déjà nommé *épithème* par de Bary (1), dans lequel viennent se noyer les terminaisons vasculaires.

(1) De Bary, *Vergleich. Anat.*, p. 392.

Haberlandt (1) donne à l'ensemble de ces formations, qu'il considère comme des organes de sécrétion et d'excrétion d'eau, le nom d'*hydathodes*. Les organes qui nous occupent sont donc des *hydathodes avec épithème et stomates aquifères*.

Dans toutes les Ményanthoïdées, ces organes sont très faciles à voir à l'œil nu, sur le bord du limbe; ils sont bien

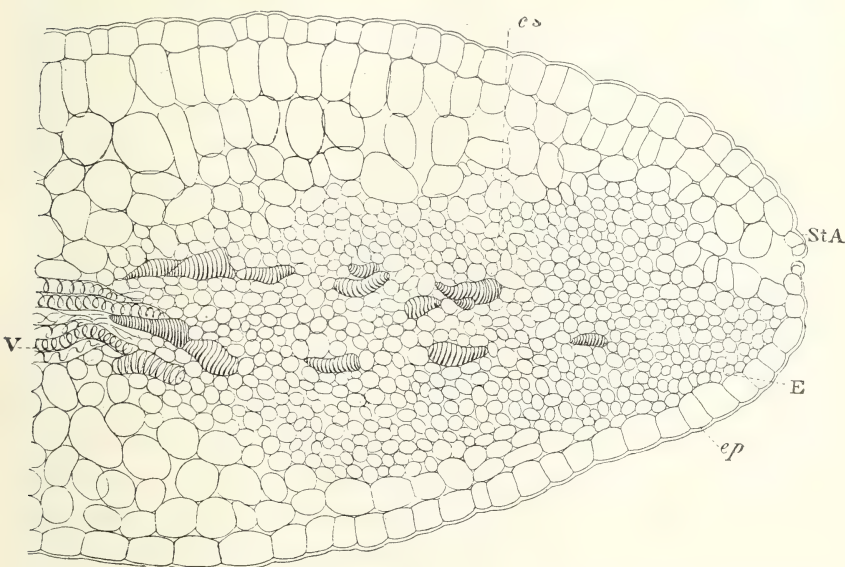


Fig. 18. — Coupe perpendiculaire au limbe de la feuille du *Vill. parnassifolia* et passant par la nervure médiane suivant sa direction longitudinale. — StA, stomate aquifère; *cs*, cellule spiralée; E, épithème; V, derniers vaisseaux.

développés chez le *M. trifoliata*, moins apparents sur la feuille nageante du *L. Nymphoides*. Ils paraissent un peu plus volumineux chez les espèces à feuilles dressées, mais leur structure reste sensiblement la même. La coupe du *Vill. parnassifolia* montre un stomate aquifère situé à l'extrémité d'une dent de la feuille, muni d'une chambre sous-stomatique large, qui le sépare de l'épithème formé de cellules arrondies, petites, avec de nombreux méats. Cette masse

(1) Haberlandt, *Das tropische Laubblatt* (Sitzungb. der k. k. Akad. Wien., juillet 1894).

glanduleuse contient de nombreuses cellules spiralées, dont les plus éloignées de l'extrémité du limbe coiffent la terminaison vasculaire (*v*, fig. 18).

Dans le *M. trifoliata* et quelques autres *Villarsia*, les stomates aquifères sont tous disposés à la face inférieure, et les cellules spiralées sont extrêmement nombreuses ; elles partent de la terminaison du faisceau dans toutes les directions, en éventail, et sont reliées entre elles par les petites cellules de l'épithème. Dans les *Limnanthemum*, au contraire, le nombre de cellules spiralées est très réduit ; il n'y a plus qu'une petite masse d'épithème en relation avec un paquet de 8-10 gros stomates aquifères, situés à la face supérieure. Chez ces mêmes espèces, il arrive fréquemment que l'épiderme se détruit, et que les vaisseaux viennent se dérouler directement dans l'eau ambiante ; ce phénomène n'entraîne la mortification que d'une petite portion du tissu tout autour de la blessure et la feuille continue à vivre ; néanmoins, cette destruction ne se produit que quand les conditions d'existence de la plante sont mauvaises, surtout si l'eau est mal aérée ou mal renouvelée ; de plus, elle a toujours lieu à l'endroit des hydathodes. Borodin (1) a déjà signalé l'apparition normale de semblables trous ou déchirures, à la place des stomates aquifères de certaines plantes : *Ranunculus divaricatus*, *Hottonia*, *Callitriche*, etc.

Plus récemment, Sauvageau (2) a signalé, chez quelques Monocotylédones aquatiques, à l'extrémité des feuilles submergées, une ouverture dite *apicale*, par laquelle les trachées viennent se dérouler à l'extérieur dans l'eau. Il est permis de rapprocher cette particularité des formations dont il vient d'être question, et, d'après quelques observations personnelles, nous avons tout lieu de croire que l'on peut considérer cette ouverture apicale comme physiologiquement équivalente aux hydathodes des plantes vivant hors de l'eau.

(1) Borodin, *Bot. Zeit.*, 1870.
(2) C. Sauvageau, *Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques* (Ann. Sc. nat. Bot., 1891).

Le mésophylle des Ményanthoïdées est toujours bifacial, les cellules chlorophylliennes supérieures ont une forme presque toujours nettement différente des cellules de la partie inférieure. Cette dernière est extrêmement lacuneuse, mais ces lacunes sont analogues à celles de la tige et présentent des diaphragmes transversaux dont l'un est facile à voir dans la figure 17.

Ces lacunes sont surtout développées dans les espèces nageantes (fig. 2, Pl. IX). Chez le *Menyanthes*, beaucoup de *Villarsia*, les lacunes sont discontinues et se présentent plutôt comme de vastes méats rappelant ceux des Gentianées terrestres (fig. 8, Pl. VII).

Le mésophylle contient de nombreux sclérites ramifiés dans tous les sens, sauf dans les *Menyanthes*, *Nephrophyllidium* et quelques *Villarsia*; souvent ces sclérites sont allongés et disposés perpendiculairement à l'épiderme (fig. 17) et on les considère, avec juste raison, comme un moyen de défense de la plante contre la sécheresse. En effet, si de semblables feuilles subissaient la moindre dessiccation, elles ne pourraient se réimbiber et reprendre leur forme primitive. Leur mode de végétation, dans les marécages, explique donc la présence de ces nombreux sclérites.

La structure des nervures rappelle celle des pétioles; les ramifications se terminent toujours par de grosses cellules spiralées (réservoirs vasiformes de Vesque) très développées (fig. 3, Pl. VIII) et l'ensemble est généralement protégé par un amas de sclérites, dont les branches s'entrecroisent souvent pour former une sorte de gaine protectrice très efficace.

§ 6. — Pièces florales.

Le *calice* présente fréquemment des carènes ailées, souvent très développées dans beaucoup d'espèces de Gentianoïdées; le mésophylle est homogène, et les cellules épidermiques sont toujours munies d'une petite proéminence conique rarement papilleuse.

La *corolle* est partout anatomiquement semblable ; ses deux épidermes sont formés de cellules très régulières, mamelonnées surtout vers la face extérieure. Chez les *Chlora* et autres espèces où la corolle est appliquée étroitement contre l'ovaire, la croissance de ce dernier distend le tube de la corolle ; le limbe devient pour ainsi dire membraneux, mais les faisceaux libéroligneux persistent toujours pendant très longtemps, même quand les lobes sont flétris. L'épiderme interne, dans ce cas, est très mince et réduit à de très petites cellules.

L'*androcée* est composé d'étamines à anthères basifixes ou dorsifixes. Nous avons déjà étudié les principaux modes de déhiscence, avec lesquels la structure anatomique de l'anthère est évidemment en corrélation directe. Le plus souvent, la paroi de l'anthère est excessivement mince, réduite à l'épiderme cutinisé et à deux ou trois assises de cellules mécaniques à épaississements lamelleux ou spiralés très nombreux. Tout le tissu de l'anthère, sauf quelques cellules du connectif entourant le faisceau libéroligneux, est généralement muni de bandes d'épaississements. Enfin, dans quelques genres, la paroi mitoyenne aux deux loges de l'anthère s'épaissit et forme, en son milieu, un bourrelet qui proémine parfois très fortement à l'intérieur de chaque loge. Il arrive, pour certains *Exacum*, que ces proéminences partagent presque complètement en deux chacune des loges, et que l'anthère paraît être divisée en huit sacs polliniques M, N, fig. 19).

Le *gynécée* ne nous intéresse ici qu'au point de vue de l'ovaire. Ce dernier est formé de deux carpelles, qui se soudent par leurs bords pour donner, chez les Gentianoïdées, une capsule à déhiscence septicide, dont les valves forment deux bourrelets placentaires portant des ovules presque toujours anatropes horizontaux, à funicule court. La marche des faisceaux dans les verticelles floraux du *G. ciliata* et du *Menyanthes trifoliata* est exposée dans le travail de M. Grelot (1). La

(1) Grelot, *Sur le système libéroligneux floral* (Thèse Fac. Sc. Paris, 1898, p. 24-25).

placentation est souvent différente et mérite d'être décrite un peu longuement. Le cas normal nous est offert par le genre *Gentiana* et quelques autres (A, fig. 19). Chez les *Sweertia*, *Pleurogyne*, etc., les feuilles carpellaires se touchent simplement par leurs bords, et l'on ne trouve pas de renflements placentaires ; les ovules sont attachés sur tout le pourtour de la paroi (B, fig. 19). Dans *Schultesia*, *Erythræa*, *Chlora*, *Lisianthus*, etc., les bords des carpelles se rencontrent profondément vers l'intérieur dans la cavité ovarienne, mais

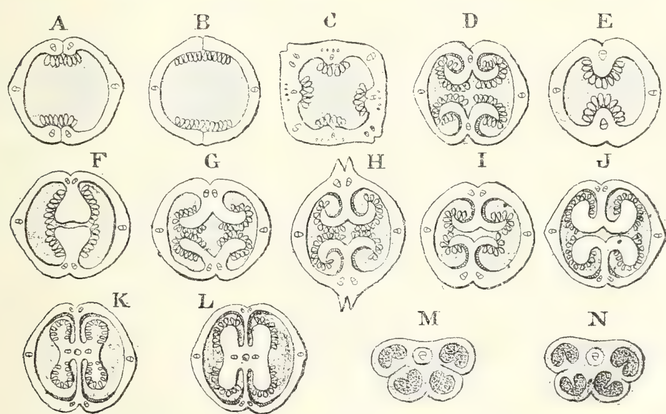


Fig. 19. — A, L, Coupe transversale schématique d'ovaires montrant les différences de placentation. — A, *Gentiana*; B, *Swertia*; C, *Gentiana ciliata*; D, *Schultesia*; E, F, *Halenia*; G, *Sabbatia*; H, *Lisianthus*; J, *Erythræa centaurium*; J, K, *Exacum*; L, *Sebæa*; M, N, schéma d'anthères d'*Exacum*.

sont peu renflés et portent les ovules directement attachés sur eux ; dans les *Sabbatia*, au contraire, les placentas sont volumineux (G, fig. 19) ; les *Halenia* présentent d'énormes mamelons placentaires, souvent très proéminents et divisant presque entièrement l'ovaire en deux loges (E, F, fig. 19) ; enfin, les *Exacum*, *Sebæa*, *Curtia*, *Belmontia*, etc., nous offrent des exemples d'ovaires devenus franchement biloculaires par développement des lames placentaires et soudure au centre. Les faisceaux libéroligneux des placentas sont eux-mêmes disposés dans la masse parenchymateuse axile : à la déhiscence, facilitée par la présence de tissu mécanique à la courbure, la paroi médiane se rompt, les valves

s'écartent, laissant subsister au centre le massif placentaire avec ses graines. La placentation est dans ce cas réellement axile ; mais, pour nous, l'ovaire est faussement biloculaire, car toutes les espèces ne présentent pas une soudure aussi intime des placentas et, dans certaines d'entre elles, les lames placentaires sont simplement accolées et se séparent à la déhiscence comme chez les *Erythræa*.

Dans beaucoup d'autres cas, les placentas se touchent parfois au centre, mais il n'y a jamais fusion et l'ovaire est seulement d'apparence biloculaire. La déhiscence est intéressante, surtout chez les espèces à bords placentaires fortement incurvés. Dans la courbure interne, l'épiderme s'épaissit, et les cellules sous-jacentes subissent des séries de divisions radiales nombreuses ; leurs parois se subérifient, surtout latéralement, et constituent des bandes d'épaississements évidemment appelées à jouer un rôle mécanique pour la déhiscence.

Dans d'autres cas, les cellules sous-épidermiques se garnissent de bandes d'épaississements irréguliers, mais dirigés surtout radialement (*Tm*, fig. 20).

Yohow avait déjà montré que l'ouverture des valves, chez quelques Gentianées, dépend de l'état hygrométrique ; elle est plus facile par l'humidité pour les ovaires à paroi cellulosique, tandis qu'elle se fait mieux par la sécheresse, si les parois internes sont cutinisées.

Dans ces dernières espèces, la courbure s'accentue encore intérieurement, et les bords des carpelles s'écartent ; la figure 20 montre en *s* l'endroit de la déhiscence.

L'épiderme extérieur de l'ovaire, souvent peu développé, à cuticule épaisse, se montre assez fréquemment formé de longues cellules, à paroi mince, et remplies d'une substance laiteuse plus ou moins jaunâtre et gluante, analogue à un latex résineux, colorable par l'orcanette acétique seulement. Cette particularité de structure de l'épiderme de l'ovaire ne se rencontre que dans les espèces dont le tube de la corolle est intimement appliqué contre l'ovaire, et,

en général, elle n'existe que dans celles qui présentent des placentas recourbés fortement vers l'intérieur. Chez les Ményanthoïdées, l'ovaire est généralement indéhiscent (fig. 4, 6, Pl. VIII), arrondi, ovoïde ou irrégulièrement aplati (*L. Nymphoides*), charnu chez le *Liparophyllum Gunnii*.

Les graines provenant d'ovules anatropes sont arrondies,

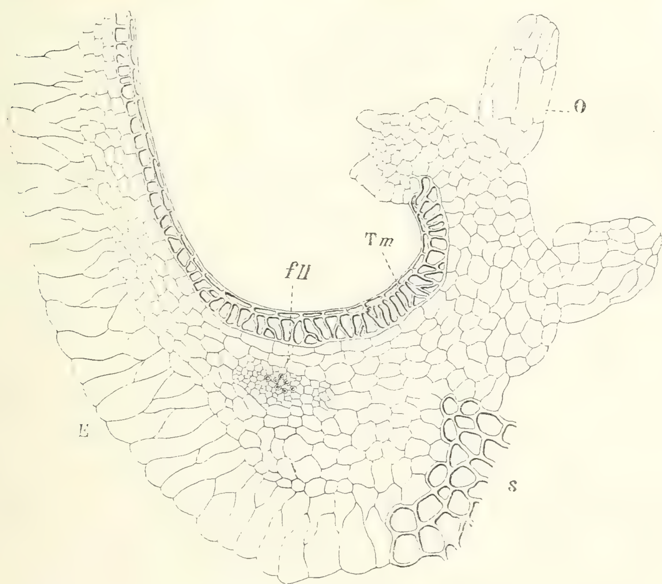


Fig. 20. — Portion placentaire d'un ovaire de *Chlora perfoliata* dont le bord du carpelle se recourbe profondément vers l'intérieur de la cavité. — *fll*, faisceau libéroligneux ; *g*, graines encore très jeunes ; T*m*, tissu mécanique de la déhiscence ; *s*, ligne de soudure des carpelles par où s'est faite la déhiscence ; E, épiderme glanduleux de l'ovaire.

souvent oblongues, et assez fréquemment elliptiques, aplaties par pression réciproque, car elles sont toujours, à de rares exceptions près, extrêmement nombreuses dans le fruit. Leur tégument est chagriné, bosselé, réticulé, alvéolé, etc. ; elles sont parfois carénées ou ailées. Enfin, dans les *Exacum*, elles sont logées dans de petites cryptes creusées dans l'intérieur des bourrelets placentaires.

Dans les Ményanthoïdées, les graines sont arrondies,

comme chez les *Menyanthes trifoliata* (fig. 5, Pl. VIII) ou aplaties, ailées (*L. Nymphoides*) (fig. 1, 2, Pl. VIII). Le faisceau libéro ligneux du funicule se prolonge tout autour de la graine (fig. 1, 2, 5, 11, Pl. VIII). Le tégument est parfois garni de poils formés par des prolongements unicellulaires des cellules externes, qui présentent aussi, en général, des épaississements plus ou moins réguliers (fig. 7 et 8, Pl. VIII).

Nectaires. — Les nectaires sont très fréquents sur le calice, la corolle, les anthères et à la base de l'ovaire.

Amidon. — Toujours très rare, parfois en grains petits isolés dans le parenchyme.

Tannin. — Le tannin ne se trouve localisé dans des cellules spéciales, isolées ou disposées en files courtes, que chez les espèces aquatiques; dans les Gentianées terrestres, il imprègne souvent les membranes de certaines cellules, et en particulier de l'endoderme, comme chez la plupart des *Gentiana*.

Oxalate de calcium. — Chez les *Gentianoïdées*, on peut dire que l'excrétion d'oxalate de calcium est générale. Il se présente le plus souvent en grains isolés, informes, dont l'étude nécessite l'emploi de la lumière polarisée. Il n'est pas rare, cependant, comme on le verra dans le chapitre suivant, de rencontrer de très petits cristaux prismatiques ou octaédriques, ou même de fins prismes aciculés. L'oxalate de calcium manque totalement chez les Ményanthoïdées.

CHAPITRE III

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Les Gentianacées comptent de nos jours environ 750 espèces. Elles sont répandues sur toute la surface du globe, aussi bien dans la région des glaciers et les contrées boréales que sous les climats brûlants des tropiques. Les stations les plus différentes possèdent des représentants de

cette nombreuse famille; on en rencontre dans les prairies, les bois, les steppes, sur le littoral de la mer, et dans les marais et les rivières.

Le genre *Gentiana*, qui renferme à lui seul 300 espèces, *manque complètement en Afrique*; il est très répandu dans toute l'Europe, sauf le sud de l'Italie et la Grèce; dans les hautes montagnes de l'Asie, sauf l'Arabie; dans la région Indo-Malaise, l'Australie méridionale, la Tasmanie, la Nouvelle-Zélande, dans l'Amérique du Nord et tout le long de la chaîne des Andes.

Le genre *Sweertia*, le mieux représenté ensuite par le nombre, ne compte *qu'une seule espèce* dans la partie moyenne de l'Europe; mais, en revanche, une grande quantité d'espèces croissent dans les régions montagneuses de l'Asie, et quelques-unes dans les plaines des Indes Orientales. En Océanie, on ne connaît de *Sweertia* qu'à Java; ils sont nombreux dans l'Amérique du Nord et sur les hautes montagnes de l'Afrique tropicale, ainsi qu'à Madagascar.

Quelques genres sont franchement caractéristiques de certaines régions (beaucoup d'*Héliées* sont localisées au Brésil), mais le plus souvent l'aire d'extension géographique des genres est extrêmement étendue; ainsi, pour le genre *Microcala*, composé seulement de deux espèces, on trouve l'une, le *M. filiformis*, dans toute l'Europe moyenne, l'autre, le *M. quadrangularis*, croît exclusivement en Amérique.

CHAPITRE IV

CLASSIFICATION.

La plupart des botanistes descripteurs qui se sont occupés, depuis Grisebach, de la famille des Gentianacées, se sont heurtés à de nombreuses difficultés pour le partage en tribus. Toutes les espèces sont en effet très affines, et, quand les auteurs ont cherché à s'appuyer seulement sur quelques caractères de morphologie externe, il en est résulté que des

plantes extrêmement proches parentes se sont trouvées parfois très éloignées dans le système. C'est ainsi que Bentham et Hooker, en accordant trop d'importance au développement des placentas et par conséquent à la forme de l'ovaire, ont exposé une classification ne représentant que rarement les affinités naturelles. Baillon s'était contenté de partager la famille en quatre séries. Enfin Gilg donne la préférence à la structure du pollen, pour le partage en sous-familles, tribus et sous-tribus ; bien que nous ne voulions rien préjuger des qualités ni des défauts d'une telle classification, nous pensons cependant qu'elle groupe jusqu'à présent le mieux ces espèces, en les rapprochant par leurs affinités. D'ailleurs, cette étude du pollen au microscope est très facile, et on ne saurait nier son importance dans la systématique de la famille.

Nous suivrons donc cette classification dans la description anatomique des genres, qui fait l'objet du deuxième chapitre de ce travail, et nous terminons ce premier chapitre par le tableau dichotomique donné par Gilg, pour les diverses tribus des Gentianacées.

GENTIANACÉES

A. Pollen isolé ou réuni en tétrades, sphérique ou oblong, ovoïde ou un peu recourbé, mais jamais comprimé d'un côté. — Pétales tordus ou rarement imbriqués, jamais valvaires, parfois enroulés sur leurs bords. Feuilles opposées décussées.

1re Sous-famille.............................. **Gentianoïdées.**

a. Pollen en grains sphériques ou oblongs, avec trois fentes longitudinales portant chacune au milieu un pore germinatif.................. I. GENTIANÉES.

α. Pollen minuscule. Exine lisse, non différenciable de l'intine. Cotylédons à peine visibles. Ovaire biloculaire. Stigmate simple, parfois légèrement bordé.... 1. *Exacinées.*

β. Pollen de grandeur moyenne. Exine très apparente lisse ou finement ponctuée. Feuilles germinatives très nettes. Ovaire presque toujours uniloculaire......... 2. *Érythrinées.*

γ. Pollen très gros. Exine finement ponctuée. Bois avec îlots criblés. Corolle presque rotacée. Ovaire uniloculaire.. 3. *Chironiinées*

δ. Pollen gros. Exine finement gibbeuse ; les

petites bosses sont disposées en rangées régulières, ou en réseau irrégulier. Ovaire uniloculaire .... 4. *Gentianinées.*

ε. Pollen gros. Exine munie d'épaississements en relief analogues à des cordons et arrangés en réseau régulier .... 5. *Tachiinées.*

b. Pollen en gros grains isolés sans fentes germinatives. Exine munie de grosses gibbosités régulièrement espacées. Pores germinatifs très petits placés à l'équateur du grain. Ovaire biloculaire avec placentas fourchus fortement enroulés vers l'intérieur .... II. Rusbyanthées.

c. Pollen avec grains réunis en tétrades arrondies, à trois pores germinatifs. Les tétrades sont souvent agglutinées en masses polliniques... III. Héliées.

d. Pollen isolé, faiblement arqué. Exine non différenciable de l'intine sans fentes germinatives avec deux pores polaires. Saprophytes sans chlorophylle, à grandes fleurs ; rhizome bulbeux. Capsule entièrement déhiscente.... IV. Voyriées.

e. Pollen isolé, ovoïde. Exine non différenciée avec un pore germinatif apical. Plantes sans chlorophylle à souche délicate ; capsules s'ouvrant vers le milieu d'une façon irrégulière, comme une sorte de lanterne .... V. Leiphaimées.

B. Pollen isolé, comprimé sur un côté. Vu d'en haut, le grain apparaît triangulaire avec un pore germinatif à chaque angle ; vu de profil, il est elliptique ou presque sphérique. Pétales à préfloraison valvaire, à bords fortement recourbés et frangés. Feuilles prenant généralement naissance sur le rhizome, toujours isolées.

2e *Sous-famille* .... **Ményanthoïdées.**

DEUXIÈME PARTIE

DESCRIPTION ANATOMIQUE DES GENRES

Cette seconde partie est entièrement consacrée à l'étude anatomique de plus de 250 espèces de Gentianacées appartenant à 48 genres différents. Chaque tribu est précédée du tableau synoptique des genres qui la composent dans la classification de Gilg, exposée antérieurement. Chaque partie de la plante est étudiée comparativement dans chaque genre, et seules les espèces européennes sont presque toujours l'objet d'une description histologique spéciale.

CHAPITRE PREMIER

GENTIANOÏDÉES.

I. — GENTIANÉES.

1. Exacinées.

Pollen isolé, arrondi. Exine indistincte, lisse ; les trois fentes germinatives à peine différenciées. Ovaire biloculaire, dont la cloison porte les placentas qui, à la déhiscence de la capsule, se détachent de la paroi du fruit et forment une masse centrale portant les ovules.

A. — Anthères glanduleuses avec un pore apical d'où partent des fentes plus ou moins allongées.
- *a.* Anthères généralement biloculaires, s'ouvrant par deux pores apicaux........................ 1. *Exacum.*
- *b.* Anthères d'apparence uniloculaire par résorption de la paroi mitoyenne, avec un seul pore apical. Saprophytes sans chlorophylle........... 2. *Cotylanthera.*

B. — Anthères à déhiscence longitudinale, très souvent glanduleuses. Tube de la corolle plus ou moins allongé.
- *a.* Étamines insérées dans les sinus des lobes de la corolle. Corolle infundibuliforme ou à tube cylindrique court............................ 3. *Sebæa.*

b. Étamines insérées dans le tube :

α. A la base : plantes et fleurs petites......... 4. *Lagenias*.

β. Au-dessus des sinus des lobes de la corolle : fleurs grandes............................ 5. *Belmontia*.

Exacum Linn.

Syn. — *Chondropsis* Raf., *Floyeria* Neck., *Paracelsa* Zoll. et Mort.

Morph. ext. — Plantes herbacées rarement sous-ligneuses, souvent très ramifiées avec des feuilles sessiles et engainantes. Les fleurs sont 4-5-mères, de grandeur et couleur variables, disposées en fausses ombelles. Les lobes du calice sont trinerviés, lisses ou carénés, imbriqués ; la corolle possède un tube court, avec des lobes tordus à bord gauche recouvert ; les étamines sont insérées dans le tube ; les anthères droites, obtuses, ont 2 pores de déhiscence se prolongeant souvent vers la partie inférieure par deux fentes. Pollen petit, lisse. Ovaire biloculaire, par soudure plus ou moins intime des rebords des feuilles carpellaires, très proéminentes vers l'intérieur, et surmonté d'un stigmate capité ou parfois bilobé. Capsule septicide ; les deux valves se séparent de la cloison médiane qui porte les placentas. Les graines, très petites, nombreuses, réticulées, pourvues d'un albumen abondant et d'un petit embryon axile, sont presque toujours enclavées dans des petites logettes creusées dans le tissu placentaire.

Hab. — 25-30 espèces répandues dans l'Asie subtropicale et tropicale, l'archipel Malais, Madagascar et l'Afrique tropicale.

Espèces étudiées. — *E. pedunculatum* L., *E. affine* Balf., *E. tetragonum* Roxb., *E. chironioides* Gr., *E. macranthum* Arn., *E. zeylanicum* Roxb., *E. Wightianum* Gr., *E. bicolor* Roxb., *E. Perrottetti* Perr., *E. ovale* Gr., *E. Metzianum* Hohenh., *E. bellum* Hance.

Morph. int. — *Racine*. — Écorce primaire caduque jusqu'à l'endoderme dont les cellules présentent peu de cloisons radiales. Souvent aussi ce dernier s'exfolie, et les cellules extérieures du péricycle se subérifient pour protéger la racine ; il ne se forme pas de véritable périderme. Dans le péricycle de l'*E. Metzianum*, on trouve quelques sclérites. Le liber est peu épais, souvent lacuneux à la partie externe ; le bois est extrêmement dense, avec d'assez larges vaisseaux et parfois, vers le centre de la racine, on rencontre des îlots inclus de parenchyme mou, dans lesquels il n'est pas rare (*E. macranthum*, *bellum*, etc.) de voir des paquets de tubes criblés.

Tige. — Elle présente généralement quatre côtes longitudinales, souvent épaisses, très proéminentes et parfois membraneuses (*E. bicolor*, *ovale*, *chironioides*, etc.), ou même

aliformes (*E. tetragonum*). Ces ailes sont surtout développées à la partie supérieure des tiges et sur les pédoncules floraux.

L'écorce est peu épaisse, rarement lacuneuse (*E. affine*). Le liber forme une bande continue avec 3-4 assises d'origine secondaire. La zone externe du bois, extrêmement lignifiée, renferme cependant d'assez nombreux vaisseaux ; ces derniers sont en grand nombre dans la zone interne. Les trachées primaires sont noyées dans une bande périmédullaire parenchymateuse qui contient aussi des fascicules criblés surnuméraires. Quelquefois, le tissu qui entoure les trachées, se lignifie aussi, et les tubes criblés paraissent inclus à la partie périphérique interne du bois (fig. 1, Pl. V). Après cette bande annulaire parenchymateuse, la moelle présente un anneau de sclérenchyme d'épaisseur variable suivant les espèces, contenant généralement de fins cristaux prismatiques d'oxalate de calcium (*E. macranthum*, *bellum*, etc.), et très rarement quelques petits fascicules criblés (*E. Wightianum*).

La partie centrale de la moelle se résorbe presque toujours.

Feuille. — L'étude de la feuille sur les échantillons secs d'herbier est extrêmement difficile. Le mésophylle, toujours lacuneux, ne reprend jamais sa forme normale, quels que soient les procédés employés.

Les nervures principales des feuilles des *Exacum* sont, généralement, très proéminentes à la face inférieure, et forment une espèce de carène (*E. Wightianum*, *Metzianum*) ou une membrane aliforme (*E. macranthum*, *tricolor*). Le péridesme de ces nervures, qui n'ont qu'un seul arc vasculaire, est peu développé et ne contient qu'une faible quantité de tubes criblés. Le limbe possède un épiderme supérieur à parois cellulaires, généralement recticurvilignes, avec une cuticule épaisse, striée ou fortement ridée, soulevée souvent en papilles coniques courtes. Mésophylle à peu près homogène, très lacuneux, avec des cellules un peu plus ovales et

plus serrées à la partie supérieure, formant un parenchyme chlorophyllien plus ou moins dense. Les stomates sont larges, entourés de trois cellules dont deux cellules annexes plus petites, rares à la face supérieure, fréquents sur l'épiderme inférieur dont les parois cellulaires sont ondulées (fig. 4, Pl. VI).

Anthère. — Les cellules épidermiques sont pourvues de papilles coniques bien apparentes. Le tissu mécanique est extrêmement développé, et fréquemment la paroi des sacs polliniques présente des proéminences parenchymateuses qui séparent parfois presque entièrement en deux parties chacun de ces sacs polliniques (*Ex. tricolor*, M, N, fig. 19).

Ovaire. — Les bords des feuilles carpellaires, recourbés profondément vers l'intérieur, se soudent d'une façon plus ou moins intime vers le centre, et l'ovaire devient ainsi toujours biloculaire. La masse placentaire centrale porte les ovules profondément enclavés dans l'intérieur de son tissu, et à la maturité les graines sont logées dans de petites excavations; ce fait est caractéristique du genre *Exacum*. La paroi ovarienne est abondamment pourvue de tissu mécanique, et, à la déhiscence du fruit, les valves s'écartent par rupture de la paroi médiane, laissant en place la colonne placentaire portant les graines.

La soudure des feuilles carpellaires, au centre, est rarement intime ; c'est, d'ordinaire, un simple accolement (*Ex. Perrottetti*).

Les graines sont arrondies, à tégument crustacé formé de grandes cellules polygonales très épaissies, avec des ornements réticulés donnant une structure d'apparence alvéolaire.

Oxalate de calcium répandu en fins cristaux prismatiques, peu nombreux, épars dans les divers parenchymes et le mésophylle de la feuille.

Cotylanthera Bl.

Trois petites espèces saprophytes, sans chlorophylle avec des feuilles réduites à quelques écailles, dont nous n'avons pu nous procurer aucun échantillon.

Sebæa R. Br.

Morph. ext. — Herbes annuelles peu élevées avec des feuilles souvent écailleuses; fleurs petites, 4-5-mères, jaunes, souvent réunies en bouquets multiflores, ou bien sessiles et terminales. Calice profondément découpé; corolle à tube cylindrique avec des lobes tordus; étamines insérées dans les sinus interlobaires avec des anthères dressées, recourbées en arrière vers le sommet qui porte une petite glande pédonculée; deux autres petites glandes se rencontrent aussi fréquemment à la base. Ovaire biloculaire, avec un style muni d'un bourrelet de poils vers son milieu et surmonté d'un stigmate capité ou bilobé. Capsule septicide; les placentas réunis au centre portent les graines dont le tégument est réticulé.

Hab. — Environ 20 espèces des régions tropicales et subtropicales de l'Ancien Monde.

Espèces étudiées. — 1° Fleurs 4-mères: *S. albens* (L.) R. Br., *S. aurea* (L.) R. Br., *S. albidiflora* F. v. M.; 2° Fleurs 5-mères: *S. ovata* R. Br., *S. crassulifolia* Cham. et Schl.

Morph. int. — *Racine.* — Généralement très petite, à structure binaire, présentant une écorce primaire caduque et un endoderme dont les cellules possèdent 2-4 cloisons secondaires radiales. Le liber est mince, et le bois intérieurement sclérifié avec çà et là quelques larges vaisseaux.

Tige. — Presque toujours quadrangulaire avec 4 côtes parfois membraneuses, réduites à l'épaisseur des deux assises épidermiques (*S. ovata*), ou bien au contraire très épaisses avec un parenchyme collenchymateux (*S. aurea*, *albens*). Parenchyme cortical à cellules arrondies, limité par un endoderme dont les cellules sont grandes, et portent des plissements très nets.

Le liber est extrêmement réduit; il forme une bande de 2-4 assises de cellules parenchymateuses, dans laquelle sont disséminés des paquets de fins tubes criblés s'appuyant souvent directement au bois et à l'endoderme; la lignification atteint parfois jusqu'aux cellules de la région péricyclique. Chez le *S. crassulifolia*, le liber est un peu plus épais, et se présente comme une bande continue de 4-5 assises de cellules. Le

bois est extrêmement compact et scléreux à la partie externe, et ses éléments sont d'autant moins épaissis qu'on les examine plus près du centre. Les trachées sont disséminées dans un parenchyme mou se continuant vers la moelle ; c'est dans cette zone périmédullaire que l'on rencontre les petits fascicules criblés. La partie centrale de la moelle se résorbe.

Feuilles. — Épiderme à cuticule lisse, mésophylle très lacuneux, même dans la partie chlorophyllienne composée de grandes cellules plus allongées qu'à la partie inférieure (fig. 1, Pl. VI) ; le parenchyme chlorophyllien est très distinct chez *S. crassulifolia.* Stomates nombreux à la face inférieure avec deux cellules annexes.

Ovaire. — Biloculaire par une fausse cloison placentaire portant au centre les ovules, qui ne sont pas enclavés comme dans les *Exacum.*

Oxalate de calcium. — Assez abondant en très petits cristaux isolés dans les parenchymes, ou groupés en fin sable cristallin, ou même en prismes aiguillés dans des cellules spéciales.

Lagenias E. Mey.

Une seule petite espèce herbacée de la colonie du Cap, que nous n'avons pu nous procurer.

Belmontia E. Mey.

Syn. — *Exochœnium* Gr.

Morph. ext. — Herbes annuelles, d'un aspect charmant, simples ou ramifiées, à feuilles sessiles ou embrassantes, à grandes et belles fleurs jaunes hétérostyles avec des inflorescences en cymes peu ramifiées. Fleurs 5-mères; lobes du calice ailés sur le dos, ceux de la corolle sont tordus; les étamines sont insérées dans le tube qui est cylindrique. Anthères allongées, droites ou incurvées au sommet, avec une glande apicale et deux basales (I, fig. 1). Ovaire biloculaire avec placentas réunis en masse au centre, surmonté d'un style muni d'un bouquet de poils et terminé par un stigmate variable. Capsule septicide à colonne placentaire centrale, analogue à celle des genres précédents.

Hab. — Environ 15 espèces de l'Afrique tropicale et australe.

Espèce étudiée. — *Belmontia cordata* (L.) E. Mey.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce parenchymateuse très

épaisse avec un endoderme à cellules simples; le liber est important et le bois est très lignifié avec de larges vaisseaux.

Tige. — Quatre arêtes épaisses, et d'autres petites côtes longitudinales. Écorce peu lacuneuse, liber réduit, bois très serré; de nombreux petits amas criblés périmédullaires.

Feuilles. — Cuticule lisse, épaisse, gonflant par l'eau. Mésophylle homogène, lâche, dont les parois cellulaires sont parfois un peu gélifiées.

Oxalate de calcium. — Très rare; quelques fins cristaux épars dans les parenchymes.

2. *Érythræinées.*

Pollen isolé, arrondi ou ovale. Exine franchement distincte de l'intine, lisse ou très rarement munie de fines granulations. Trois fentes germinatives bien apparentes. Ovaire presque toujours uniloculaire avec placentas pariétaux. Plantes rarement vivaces, peu élevées, à petites fleurs.

A. Graines attachées sur les placentas peu proéminents.
  a. Fleurs régulières nombreuses; étamines toutes fertiles.
    α. Étamines à filet élargi à la base, comme une sorte d'écaille .... 6. *Enicostemma.*
    β. tamines à filet filiforme.
      I. Stigmate capité ou en massue, faiblement lobé.
        1) Herbes dressées, petites. Stigmate informe.
          ⋆ Anthères toujours libres.
            † Calice découpé au moins jusqu'au milieu; étamines insérées dans les sinus interlobaires. Feuilles en touffe épaisse.................. 7. *Faroa.*
            †† Calice avec quatre dents très courtes. Étamines insérées dans les sinus............ 8. *Microcala.*
            ††† Calice à lobes étroits, acuminés, carénés. Étamines insérées à des hauteurs variables dans le tube...... 9. *Curtia.*
          ⋆ ⋆ Anthères sagittées, accolées en tube au moins pendant leur jeunesse.............. 10. *Tapeinostemon.*
        2) Herbes volubiles. Stigmate présen-

tant à la partie antérieure basale deux courtes arêtes............... 11. *Bisgoeppertia.*

II. Stigmate nettement différencié, profondément bilobé.

1) Fleurs axillaires isolées, disposées à la partie supérieure en une sorte d'épi, les feuilles étant réduites à l'état de bractées.................. 12. *Neurotheca.*

2) Fleurs franchement en cymes.

⋆ Étamines insérées dans les sinus interlobaires........... 13. *Geniostemon*

⋆ ⋆ Étamines insérées dans le tube ou à la base :

† Plantes très petites. Corolle à tube cylindrique............ 14. *Cicendia.*

†† Herbes d'assez belle taille. Corolle rotacée ou hypocratériforme :

○ Anthères non tordues... 15. *Sabbatia.*

○○ Anthères tordues. Fleurs 7-10 mères. Corolle rotacée............. 16. *Lapithea.*

○○○ Anthères presque toujours tordues. Corolle hypocratériforme, rarement rotacée..... 17. *Erythræa.*

III. Stigmate deux fois fourchu............ 18. *Chlora.*

b. Fleur régulièrement radiée ; une seule étamine fertile.

α. Stigmate capité ; plantes petites fortement ramifiées...................................... 19. *Hoppea.*

β. Stigmate bilobé ; plantes herbacées assez élevées, simples, non ramifiées................. 20. *Schinziella.*

c. Fleurs zygomorphes. Lobes de la corolle irrégulièrement tordus ou plus ou moins imbriqués ; plusieurs étamines stériles......................... 21. *Canscora.*

B. Graines disposées non seulement près des bords soudés des carpelles, mais sur toute l'étendue de la paroi ovarienne. Corolle imbriquée. Plantes demi-saprophytes, verdâtres.

a. Calice à quatre dents.......................... 22. *Bartonia.*

b. Calice à deux grands sépales foliacés, libres.... 23. *Obolaria.*

Enicostemma Bl.

Syn. — *Henicostemma* Endl., *Hippion* Spr., *Slevogtia* Rchb., *Adenema* G. Don.

Morph. ext. — Petite plante vraisemblablement bisannuelle, à feuilles opposées lancéolées-linéaires avec des fleurs jaunes, pentamères, en glomérules axillaires. Calice étroit, campanulé ; corolle en coupe évasée à

lobes tordus. Étamines insérées vers le milieu du tube et dont le filet porte, à la base, intérieurement, une petite écaille; anthères droites avec un large connectif prolongé jusqu'à la gorge de la corolle (H, fig. 1). Pollen de grosseur moyenne avec une exine distincte de l'intine et trois fentes germinatives. Ovaire uniloculaire à placentas peu proéminents; style très court et stigmate capité. Capsule bivalve; graines très nombreuses, arrondies, finement réticulées.

Hab. — 1 seule espèce que l'on rencontre dans les Indes, l'archipel Malais et l'Afrique tropicale : *Enicostemma verticillatum* (L) Engl.

Morph. int. — *Racine.* — Parenchyme cortical épais, avec quelques larges cellules fibreuses dans la partie interne ; liber bien développé ; bois entièrement lignifié avec d'assez nombreux vaisseaux.

Tige. — Quatre côtes longitudinales; parenchyme cortical épais; liber mince, mais formant une bande annulaire continue très nette ; bois scléreux sans rayons médullaires ; moelle très volumineuse dont la portion périphérique contient de nombreux amas criblés, adossés à la pointe des faisceaux ligneux.

Feuille. — Cuticule presque lisse; mésophylle bifacial avec 2-3 assises chlorophylliennes assez différenciées. Épiderme inférieur à parois ondulées, portant de nombreux stomates à deux cellules annexes plus petites.

Oxalate de chaux en cristaux très fins, isolés et rares.

Faroa Welw.

Morph. ext. — Herbes annuelles peu élevées à feuilles grêles. Fleurs disposées en cymes terminales ou axillaires, petites, courtement pédonculées, 4-mères avec un calice campanulé présentant parfois cinq lobes, à nervure médiane proéminente formant carène. Corolle hypocratériforme à lobes tordus. Étamines insérées dans les sinus interlobaires dont les filets portent cinq écailles au niveau de la gorge de la corolle; anthères cordiformes, introrses. Ovaire uniloculaire à placentas peu proéminents; capsule arrondie, ovoïde, septicide, avec des graines sessiles à tégument réticulé.

Hab. — 8 espèces de l'Afrique.

Espèce étudiée. — *Faroa salutaris* Welw.

Morph. int. — *Tige.* — Quatre arêtes aliformes, un peu épaisses ; parenchyme cortical non lacuneux ; liber réduit à de petits amas isolés de tubes criblés, s'appuyant sur l'endoderme et le bois qui est extrêmement lignifié dans sa

région externe. Les fascicules criblés périmédullaires sont nombreux et assez volumineux, formant une bande presque continue adjacente au bois; la moelle centrale est résorbée.

Feuille. — Mésophylle à peu près homogène, plus serré à la face supérieure; tissu criblé péridesmique abondant dans les faisceaux des nervures.

Oxalate de chaux rare, en fins cristaux.

Microcala Lk. et Hoffmsgg.

Syn. — *Franquevillea* Salisb., *Ischaleon* Ehrh.

Morph. ext. — Petites herbes annuelles, grêles, peu ramifiées, à fleurs tétramères, longuement pédonculées. Calice campanulé à dents courtes, portant de quatre à huit arêtes longitudinales; corolle tubuleuse à lobes courts, tordus; étamines insérées dans les sinus; anthères sagittées non exsertes. Ovaire uniloculaire avec deux faibles placentas, style allongé surmonté d'un stigmate capité plus ou moins émarginé. Capsule septicide dont les bords des valves portent de nombreuses petites graines à épaississements alvéolaires de $0^{mm},55$ à $0^{mm},60$ de diamètre.

Hab. — 2 petites espèces : l'une originaire de la Californie et de l'Amérique du Sud, l'autre des régions tempérées de l'Europe et de l'Asie.

Espèce étudiée. — *M. filiformis* (L.) Lk., caractérisée par les feuilles imbriquées, à bord gauche recouvert dans le bouton; de plus, le tube de la corolle présente, au-dessous des lobes, un bourrelet proéminent, puis une anfractuosité prononcée (1).

Morph. int. — *Racine.* — Écorce à larges lacunes, limitée par un endoderme à cellules simples. Liber peu épais; bois complètement lignifié sans tubes criblés intraligneux.

Tige. — Elle est arrondie avec un parenchyme cortical homogène, largement méatique (fig. 3, Pl. V). Liber réduit à de petits paquets de tubes criblés appuyés sur l'endoderme et le bois; ce dernier est presque entièrement composé de sclérenchyme ponctué à éléments assez larges. De nombreux petits îlots de tubes criblés sont disséminés au pourtour de la moelle.

Feuille. — Épiderme à cuticule mince, avec de rares stomates à la face supérieure. Mésophylle bifacial (fig. 3, Pl. VI) avec une seule assise de tissu palissadique.

(1) Cette espèce, ainsi que *Cicendia pusilla*, a été récoltée dans la forêt de Sénart.

Curtia Cham. et Schlecht.

Syn. — *Schueblera* Mart., *Apophragma* Gr., *Thurnhausera* Pohl.

Morph. ext. — Herbes annuelles, grêles, à petites feuilles opposées ou verticillées par 3 ou 4, sessiles; fleurs 4-5-mères petites, rouges ou jaunes, réunies en cymes plus ou moins contractées. Calice à dents carénées, courtes, aiguës; corolle infundibuliforme, à tube assez long avec des lobes courts, tordus, ovales-lancéolés. Étamines insérées, suivant les espèces, à des hauteurs variables; anthères allongées, souvent accolées en tube avec un connectif large, et généralement non exsertes. Ovaire uniloculaire, quelquefois d'apparence biloculaire ; style et stigmate variables; capsule dont les bords incurvés portent de nombreuses petites graines réticulées.

Hab. — 8 espèces endémiques au Brésil et à la Guyane.

Espèces étudiées. — *C. verticillaris* (Spr.) Knobl., *C. tenuifolia* (Aubl.) Knobl., *C. tenella* Cham et Schlecht.

Morph. int. — *Racine*. — Écorce en partie persistante avec un endoderme à cellules non cloisonnées ; bois compact entièrement lignifié.

Tige. — 6-8 petites côtes longitudinales; épiderme à cuticule striée; écorce mince, lacuneuse avec un endoderme à plissements très nets. Liber en lame continue bien développée (*C. verticillaris*) ou bien très réduit, surtout dans les pédicelles floraux (*C. tenuifolia*). Bois à zone extérieure extrêmement lignifiée présentant d'assez nombreux vaisseaux vers la partie interne. Les fascicules criblés périmédullaires sont très rapprochés et séparés seulement par quelques cellules de parenchyme médullaire.

Feuille. — Épiderme supérieur à cuticule striée, fréquemment soulevée en papilles courtes, avec des parois recticurvilignes, sans stomates; épiderme inférieur ondulé, avec de nombreux stomates entourés de trois cellules. Mésophylle bifacial, très lacuneux avec 1-2 assises palissadiques.

Oxalate de calcium assez répandu, en fins cristaux isolés, ou réunis en amas dans des cellules spéciales.

Ovaire d'apparence biloculaire; cependant, chez le *C. verticillaris*, il existe une véritable cloison analogue à celle des Exacinées, et la paroi ovarienne est aussi munie de tissu mécanique.

Tapeinostemon Benth.

Petites plantes à port d'*Erythræa* dont on connaît 3 espèces au Brésil et à la Guyane.

Bisgœppertia O. Kze.

SYN. — *Gœppertia* Gr.
Deux petites espèces originaires de Cuba.
Aucun représentant de ces 2 genres n'a pu être étudié, faute d'échantillons.

Neurotheca Salisb.

SYN. — *Octopleura* Benth.
MORPH. EXT. — Herbes grêles, souvent très ramifiées à feuilles réduites à des écailles dans l'inflorescence. Fleurs 4-mères petites, isolées, sessiles à l'aisselle des écailles foliacées, ce qui donne à l'inflorescence l'apparence d'une grappe. Calice dont les dents sont parcourues par 8 arêtes proéminentes; corolle infundibuliforme à lobes tordus avec un tube élargi à la base. Étamines insérées vers le milieu du tube; ovaire uniloculaire à placentas peu saillants.
HAB. — 1 espèce : *N. lœselioides* (Benth.) Benth. et Hook., originaire du Brésil, de la Guyane et aussi de l'Afrique tropicale.

MORPH. INT. — *Tige.* — Quatre arêtes longitudinales; écorce lacuneuse; liber réduit aux petits amas de tubes criblés inclus dans le sclérenchyme ligneux qui s'appuie sur l'endoderme. Nombreux fascicules criblés périmédullaires.

Feuille. — Mésophylle homogène très lacuneux; stomates entourés de trois cellules.

Oxalate de calcium en très fins cristaux peu abondants.

Geniostemon Engelm. et Gray.

MOPH. EXT. — Herbes ramifiées, de très faibles dimensions, à feuilles réduites, sessiles; fleurs bleues, petites, 4-mères, pédonculées. Calice à 4 dents aiguës, allongées; corolle à lobes ovales, tordus de longueur égale à celle du tube. Anthères introrses, dorsifixes; style allongé à stigmate capité parfois creusé en coupe. Capsule allongée, uniloculaire, dont les valves portent de nombreuses petites graines arrondies.
HAB. — 2 espèces de Mexico.
ESPÈCE ÉTUDIÉE. — *G. Schaffneri* Engelm et Gray.

MORPH. INT. — *Tige.* — Quatre arêtes larges et peu saillantes. Parenchyme cortical à petits méats; plissements endodermiques très subérifiés; liber réduit comme dans

l'espèce précédente; bois très scléreux; fascicules criblés périmédullaires nombreux.

Feuille. — Mésophylle assez homogène, tissu criblé péridesmique abondant. Épiderme à cuticule striée.

Pas d'*oxalate de calcium.*

Cicendia Adans.

Morph. ext. — Petite plante très ramifiée, à feuilles grêles; fleurs rosées 4-mères, disposées en cyme bipare. Calice profondément découpé en 4 dents linéaires, finement dentées sur les bords, et réunies à la base par une membrane transparente. Étamines non exsertes, insérées dans la moitié supérieure du tube de la corolle; anthères ovales, arrondies, plus ou moins dorsifixes. Ovaire uniloculaire à placentas bien apparents, surmonté d'un syle court à stigmate largement bilobé dépassant à peine les étamines. Capsule bivalve, remplie de graines dont les épaississements du tégument ont une apparence alvéolaire.

Hab. — 1 seule espèce répandue en France, dans le nord de l'Espagne et de l'Italie: *C. pusilla* (Lam.) Gr.

Morph. int. — *Racine.* — La racine terminale, comme celle de la plupart des autres Gentianées, possède une écorce caduque et un liber assez développé; il persiste vers la partie centrale du bois une portion assez notable de parenchyme mou, dans lequel prennent naissance de petits paquets de tubes criblés surnuméraires.

Tige. — Elle est un peu quadrangulaire avec une écorce méatique homogène peu épaisse; les cellules épidermiques sont grandes, à cuticule lisse (fig. 4, Pl. V); l'endoderme présente des plissements très accusés, et le liber forme une bande continue relativement épaisse. Le bois, en files radiales très nettes, est surtout sclérenchymateux et les amas criblés périmédullaires sont assez volumineux.

Feuille. — Mésophylle très lacuneux à peu près homogène; épiderme à cuticule lisse, stomates à deux cellules annexes plus petites que les voisines. Cette espèce se différencie facilement de *M. filiformis*, par les seuls caractères anatomiques.

Sabbatia Adans.

Morph. ext. — Herbes annuelles ou bisannuelles, dressées, simples ou ramifiées, à feuilles sessiles ou embrassantes. Fleurs blanches, roses ou

pourprées souvent très belles, grandes, 5-12-mères, disposées en cymes plus ou moins lâches ; calice réfléchi, conique ou campanulé avec 5-12 dents linéaires plus grandes que le tube ; corolle à tube court, rotacé, à lobes élargis, ovales ; étamines insérées dans la gorge de la corolle, à filets courts, avec des anthères allongées, dressées, récurvées ou enroulées en arrière après l'anthèse (J, fig. 1), mais jamais tordues. Ovaire uniloculaire à placentas très saillants, avec un style court, surmonté d'un stigmate divisé en deux grands lobes linéaires (B, fig. 2). Capsule septicide, contenant de nombreuses petites graines à tégument presque lisse.

HAB. — 12-13 espèces, toutes originaires de l'Amérique du Nord.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *S. chloroides* Pursh., *S. angularis* Pursh., *S. campestris* Nutt., *S. Elliottii* Stend., *S. calycosa* Pursh.

MORPH. INT. — *Racine* (1). — Parenchyme cortical généralement très lacuneux avec un endoderme à cellules simples et à parois latérales très scléreuses (*S. chloroides*) ; le liber peu épais, parenchymateux, contient de petits îlots de fins tubes criblés ; le bois, entièrement lignifié (*S. chloroides*), présente dans la partie centrale un amas de parenchyme mou contenant des tubes criblés (*S. angularis*, *Elliottii*, etc.).

Tige. — La *tige souterraine* ou *rhizome* présente une écorce lacuneuse très épaisse ; un liber analogue à celui de la racine ; un bois très compact, avec des îlots criblés surnuméraires dans la portion périphérique de la moelle, qui est entièrement scléreuse.

La *tige aérienne* est généralement arrondie, munie de quelques faibles côtes irrégulières (*S. campestris*, *calycosa*) ou quatre ailes bien apparentes (*S. angularis*, *Elliottii*). Écorce épaisse, lacuneuse, avec endoderme à plissements très subérifiés dans les tiges âgées. Le liber est parfois réduit aux petits paquets de tubes criblés dont les cribles sont horizontaux avec une seule perforation (*S. chloroides*), ou bien il est plus épais et forme une bande continue de l'épaisseur de 4-5 assises de cellules de parenchyme. Le bois est généralement peu développé, très sclérenchymateux ou quelquefois très vasculaire (*S. angularis*). Les fascicules criblés surnuméraires de la moelle sont en amas isolés, surtout dans la partie périphérique souvent scléreuse, à éléments

(1) Grâce à l'obligeance de M. le professeur Farlow, nous avons pu étudier le *S. chloroides* à l'état frais.

allongés finement ponctués (*S. chloroides*) ; la partie centrale de la moelle se résorbe et les cellules qui bordent la lacune ainsi formée prennent des cloisons tangentielles et constituent une bordure protectrice subérifiée.

Feuille. — Épiderme à cuticule généralement lisse, sans papilles ; mésophylle à peu près homogène composé de cellules arrondies avec de nombreux petits méats, un peu plus ovoïdes et serrées dans la zone chlorophyllienne. Les stomates sont entourés de trois cellules annexes plus petites ; ils ont pris naissance par quatre cloisonnements successifs de la cellule mère (D, fig. 15).

Oxalate de calcium abondant surtout dans le rhizome où certaines cellules sont remplies de fin sable cristallin ; on rencontre en outre de petits cristaux épars dans les divers parenchymes.

Lapithea Gr.

Morph. ext. — Petite plante herbacée à feuilles linéaires, à grandes fleurs rouges, 7-10-mères, isolées ou réunies en capitules entourés de bractées linéaires. Dents du calice inégales ; corolle presque rotacée à lobes tordus ; étamines insérées à la gorge, courtes, avec les anthères dressées, tordues en spirale après l'anthèse. Ovaire uniloculaire à placentas proéminents ; stigmate découpé en 2 lobes lamellaires. Capsule ovale à mésocarpe un peu charnu, avec des graines nombreuses à tégument réticulé.

Hab. — 1 espèce : *L. gentianoides* (Ell.) Gr., dans les forêts de l'Amérique du Nord, de la Caroline au Texas.

Morph. int. — *Tige.* — 6-8 côtes longitudinales peu saillantes et rapprochées symétriquement par quatre ; cuticule très épaisse, parenchyme cortical lacuneux, liber en lame continue relativement peu épaisse, bois compact ; quelques cellules médullaires se sclérifient pour protéger les îlots criblés périmédullaires.

Feuille. — Nervures épaisses, très ligneuses ; cuticule striée ; mésophylle homogène lacuneux ; stomates à trois cellules annexes.

Erythræa L. C. Rich.

Syn. — *Hippocentaurea* J. A. Schult., *Centaurella* Delarb., *Centaurium* Gilib., *Gyrandra* Gr., *Schenkia* Gr.

Morph. ext. — Herbes annuelles ou vivaces, dressées, plus ou moins ramifiées à feuilles sessiles ou amplexicaules. Fleurs presque toujours 5-mères, rarement 4-mères, parfois hétérostyles, de couleur rougeâtre, jaune ou blanche, en cymes terminales corymbifères ou spiciformes plus ou moins lâches. Calice campanulé à lobes carénés ; corolle à tube souvent court, rotacée ou hypocratériforme avec des lobes réfléchis ; étamines insérées dans le tube qu'elles dépassent à peine, et dont les anthères dressées se tordent plus ou moins en spirale après l'anthèse. Ovaire uniloculaire à placentas fortement proéminents à l'intérieur avec un style allongé, terminé par un stigmate divisé en deux lobes de forme variable. Capsule septicide à bords des feuilles carpellaires très involutés ; graines nombreuses à tégument réticulé.

Hab. — 25-30 espèces variables, répandues sur toute la surface du globe, extrêmement affines, avec un nombre considérable de variétés et de formes, considérées souvent comme des espèces réelles ; une revision monographique serait nécessaire.

Espèces étudiées. — Sect. I. — Euerythræa Gr. : *E. Centaurium* (L.) Pers., *E. ramosissima* Pers., *E. latifolia* Sm., *E. tenuifolia* Pers., *E. diffusa* Woods, *E. Douglasii* Gray, *E. linarifolia* Pers., *E. quitensis* H.B.K., *E. texensis* Gr.

Sect. II. — Trychostylus Gr. : *E. Roxburghii* Don, *E. caspica* Fisch., *E. macrantha* Hook et Arn.

Sect. III. — Spicaria Gr. : *E. spicata* (L.) Pers., *E. australis* R. Br., *E. sebæoides* Gray.

Sect. IV. — Xanthea Reichb : *E. maritima* Wild.

Morph. int. — Sect. I. — **E. Centaurium.** — *Racine.* — Structure binaire à formations secondaires presque exclusivement ligneuses (fig. 21). Écorce primaire caduque jusqu'à l'endoderme dont les cellules présentent de 1-3 cloisons secondaires radiales. Le liber est peu épais, pauvre en tubes criblés, mais en revanche il existe dans la partie centrale du cylindre ligneux des îlots criblés assez volumineux. Au collet, la moelle apparaît et on y distingue immédiatement, ainsi que dans le parenchyme intervasculaire, de nombreux fascicules criblés, orientés dans tous les sens (fig. 21).

Tige. — La tige primaire se développe comme il a été dit dans le premier chapitre ; le tissu conducteur prend naissance dans une bande méristématique, les tubes criblés extérieurs et intérieurs d'abord, puis les trachées. L'activité cambiale secondaire a lieu sur une grande épaisseur, et la lignification, un peu tardive, se fait brusquement quand la tige a atteint son développement presque normal. Souvent, dans les cellules primaires qui entourent les trachées, il se

forme de petits foyers de multiplication produisant des tubes criblés qui, après la lignification, paraissent situés dans le bois; mais les plus volumineux des fascicules criblés surnuméraires, sont situés dans la moelle.

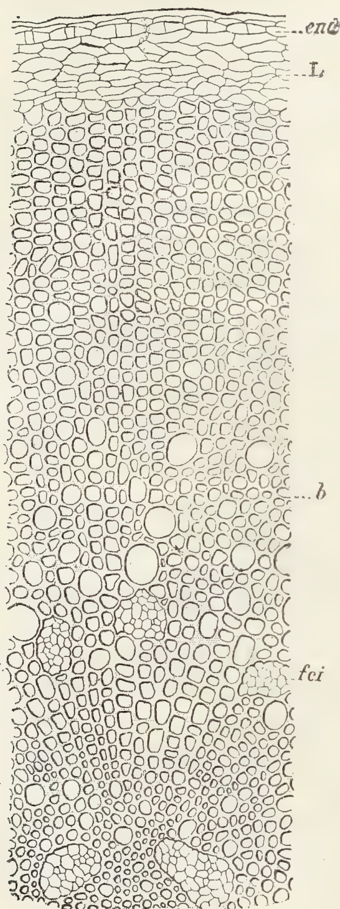


Fig. 21. — Coupe transversale d'une racine d'*Erythræa Centaurium*. — *end*, endoderme; *b*, bois; *l*, liber; *fci*, fascicule criblé intraligneux. G = 150 d.

Feuille. — Épiderme à cuticule lisse peu épaisse; mésophylle lacuneux. Parenchyme chlorophyllien représenté par 2 assises de cellules elliptiques lâches, occupant près de la moitié de l'épaisseur totale du limbe. Nervures principales très proéminentes à la face inférieure, où elles constituent des cordons d'épaisseur au moins égale à celle du limbe. Épiderme ondulé, avec des stomates inclus dans la cellule mère qui leur a donné naissance, et 3 cellules accessoires petites.

Ovaire dont le bord des feuilles carpellaires, incurvé profondément, forme 4 placentas qui se rencontrent au centre, et qui paraissent accolés intimement quand l'ovaire est jeune. Cependant il se produit plus tard une lacune centrale, et, à la déhiscence, les 4 lames s'écartent l'une de l'autre; elles ne forment pas de colonne placentaire analogue à celle des *Exacum*.

Oxalate de calcium en prismes isolés, très nets, épars seulement dans le parenchyme chlorophyllien de la feuille.

E. ramosissima Pers. (*E. pulchella* Fr.) ne diffère anatomiquement du précédent que par la feuille dont le mésophylle est franchement bifacial, et comprend une assise de cellules palissadiques formant 1/5 de l'épaisseur du limbe; les nervures sont aussi plus proéminentes; l'ovaire est toujours uniloculaire, et *il n'y a pas d'oxalate de calcium.*

Autres espèces. — *Racine.* — Elle présente toujours un liber mince et un bois très dense, avec des fascicules criblés intraligneux vers le centre.

Tige. — Elle est quadrangulaire, souvent ailée (*E. texensis, tenuifolia, Douglasii*, etc.) ou arrondie (*E. latifolia*).

Feuille. — Épiderme à cuticule toujours lisse, avec des stomates à 3 cellules annexes plus petites; mésophylle généralement bifacial, parfois d'une façon peu accentuée, parfois au contraire présentant, soit 2 assises de cellules chlorophylliennes allongées (*E. linarifolia, texensis*...), soit même 3 assises (*E. latifolia*).

Oxalate de calcium généralement très rare dans la tige, sauf chez l'*E. linarifolia*, un peu plus abondant dans le mésophylle de la feuille.

Ovaire toujours uniloculaire, avec longues cellules épidermiques externes, remplies d'oléorésine, à paroi mince; le tissu mécanique interne est d'ordinaire bien développé (*E. diffusa, linarifolia*...).

Sect. II. — *Racine.* — Structure analogue aux espèces précédentes, les fascicules criblés intraligneux étant d'autant moins nombreux que le liber extérieur est plus important (*E. Roxburghi*).

Tige. — Mêmes caractères anatomiques.

Feuille. — Mésophylle à peu près homogène, les cellules sous-épidermiques supérieures sont un peu plus serrées et disposées plus régulièrement (*E. caspica, macrantha*).

Sect. III. — *Racine.* — Le bois présente de larges îlots de parenchyme non lignifié avec tubes criblés.

Tige. — 4 ailes longitudinales; liber assez développé; fascicules criblés surnuméraires nombreux dans toute la

moelle, mais surtout à la périphérie; bois extrêmement fibreux (*E. australis*) ou très vasculaire (*E. sebæoides*).

Feuille. — Mésophylle à peu près homogène avec 1-2 assises de cellules à chlorophylle (*E. spicata*).

SECT. IV. — **E. maritima.** — Mêmes caractères anatomiques que les autres espèces; la tige possède 4 arêtes ailées et un bois extrêmement fibreux peu vasculaire; le liber y est extrêmement réduit, et les cellules endodermiques ont une dimension relativement considérable ; la feuille, dont le mésophylle est homogène, est protégée par une cuticule lisse, très épaisse.

CARACTÈRES ANATOMIQUES GÉNÉRAUX DU GENRE ERYTHRÆA. — *Racine.* — Structure primaire diarche ; écorce primaire caduque ; liber peu important ; bois scléreux, avec amas centraux de parenchyme non lignifié contenant des tubes criblés surnuméraires.

Tige. — Structure normale des autres plantes de la famille.

Feuille. — Épiderme à cellules ondulées, avec une cuticule lisse et des stomates inclus dans la cellule mère, entourés de 3 cellules annexes, très rarement 4. Mésophylle largement lacuneux, par exception franchement bifacial.

Ovaire uniloculaire, parfois d'apparence biloculaire, les bords incurvés des carpelles se touchant tangentiellement au centre. Par suite de l'accolement intime du tube de la corolle à l'ovaire, les cellules épidermiques ont des parois minces très allongées perpendiculairement à la surface; elles sont remplies de gouttelettes d'oléorésine plus ou moins blanche, jaunissant à l'air. La paroi interne est généralement munie de tissu mécanique pour la déhiscence de la capsule.

Oxalate de calcium souvent très rare, isolé en petits cristaux, surtout dans le mésophylle.

Chlora Linn.

SYN. — *Blackstonia* Huds., *Seguiera* Manetti.

MORPH. EXT. — Plantes herbacées annuelles, dressées, couvertes d'une

pruine blanchâtre, à feuilles opposées, souvent cornées, avec des fleurs jaunes, 6-10-mères, en cymes terminales lâches. Calice profondément divisé, corolle à tube court, avec des lobes larges et réfléchis. Étamines à filet court, insérées à la partie supérieure du tube avec des anthères allongées basifixes. Pollen arrondi à exine granuleuse. Ovaire uniloculaire à placentas pariétaux assez proéminents; style peu allongé, persistant, terminé par un stigmate bilobé. Graines très nombreuses, ridées.

Hab. — 3 espèces variables de forme, répandues dans le sud de l'Europe, le nord de l'Afrique et l'ouest de l'Asie.

Espèces étudiées. — *Ch. perfoliata* (L.) Wild., *Ch. serotina* Koch., *Ch. imperfoliata* L.

Morph. int. — **Ch. perfoliata.** — *Racine.* — Écorce primaire à cellules s'exfoliant successivement ; liber surtout parenchymateux, peu abondant ; bois extrêmement dense, surtout à la périphérie, sans rayons médullaires, formé de nombreuses fibres munies de ponctuations simples ou aréolées. Quelques amas de cellules, restées parenchymateuses vers le centre, contiennent des tubes criblés.

Tige. — Le développement se fait comme chez les *Erythræa*, mais la lignification atteint tout le tissu jusqu'à l'endoderme, emprisonnant les îlots de tubes criblés. Le bois est très scléreux, avec peu de vaisseaux d'étroite ouverture. La portion périphérique de la moelle contient de nombreux petits fascicules criblés. Contrairement à l'opinion de Baillon (1), nous n'avons vu chez ces plantes aucun appareil laticifère.

Feuille. — Épiderme à cuticule lisse, à cellules ondulées avec des stomates sur les deux faces, entourés de 3 cellules annexes plus grandes que dans les *Erythræa*. Mésophylle homogène, spongieux, à l'intérieur duquel on rencontre fréquemment les tubes mycéliens du *Peronospora Chloræ*, sans qu'aucune lésion extérieure ne fasse pressentir tout d'abord l'existence de ce parasite.

Oxalate de calcium abondant dans la partie chlorophyllienne du mésophylle, en cristaux prismatiques et plus rarement octaédriques.

Ovaire. — Il présente, comme chez les *Erythræa*, une

(1) Baillon, *Hist. des Plantes*, t. X, p. 124.

adhérence intime avec le tube de la corolle qui s'allonge avec la croissance de la capsule, et donne à celle-ci l'apparence d'un ovaire infère. L'épiderme est également composé de longues cellules à paroi mince et à contenu laiteux.

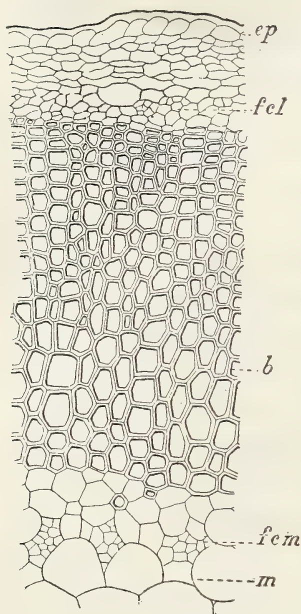


Fig. 22. — Tige de *Chlora serotina*. — *ep*, épiderme ; *fcl*, fascicule criblé libérien ; *b*, bois ; *fcm*, fascicule criblé médullaire ; *m*, moelle.

Ch. serotina. — La structure anatomique de la *racine* et de la *tige* est tout à fait analogue à celle de la plante précédente ; cependant, le bois de la racine est plus riche en vaisseaux. La *feuille* se distingue par son mésophylle plus serré, dont la rangée de cellules supérieures constitue une assise palissadique assez nette. L'examen approfondi d'un grand nombre d'échantillons de provenances diverses, pourrait seul indiquer si cette différence de structure foliaire est constante et possède une valeur taxinomique réelle.

Ch. imperfoliata. — Il ne diffère anatomiquement des précédents que par son mésophylle homogène peu lacuneux et l'absence de tissu mécanique dans la partie interne incurvée des feuilles carpellaires.

Hoppea Wild.

Syn. — *Hopea* Vahl, *Pladera* Gr.
Deux espèces des Indes, non étudiées.

Schinziella Gilg.

Morph. ext. — Herbe dressée à tige quadrangulaire ailée, avec de petites feuilles sessiles, presque écailleuses. Fleurs 4-mères, sessiles ou courtement pétiolées, en cymes condensées, terminales, multiflores. Calice court, à dents larges, aiguës, trinerviées ; corolle à divisions obtuses, réfléchies ; étamines insérées dans les sinus, avec 3 anthères stériles ; la quatrième,

arrondie, à filet élargi, est fertile. Ovaire uniloculaire à long style surmonté par un stigmate un peu bilobé.

Hab. — 1 seule espèce : *Sch. tetragona* (Vatke) Gilg [= *Canscora tetragona* (Vatke) Schinz], originaire de l'Angola et des régions tropicales de l'ouest de l'Afrique.

Morph. int. — *Tige.* — 4 ailes épaisses ; parenchyme cortical assez serré avec nombreux faisceaux foliaires à bois central, courant parfois dans le parenchyme même des ailes; liber réduit, bois très scléreux; des fascicules criblés périmédullaires.

Feuille. — Épiderme très peu ondulé à cuticule finement striée, peu épaisse. Mésophylle homogène avec très fins cristaux épars d'*oxalate de calcium.*

Canscora Lam.

Syn. — *Pladera* Soland. ex Roxb., *Flemingia* Roxb., *Pootia* Dennst., *Centaurium* Borkh., *Cobamba* Blanco, *Orthostemon* R. Br., *Phyllocyclus* Kurz, *Heterocanscora* Clarke.

Morph. ext. — Plantes herbacées annuelles, simples ou ramifiées, à tige souvent couchée portant des feuilles sessiles. Inflorescence en cymes bipares avec des préfeuilles connées. Fleurs 4-mères, rarement 5-mères; calice tubuleux à dents courtes, souvent ailé ; corolle zygomorphe dont les lobes inégaux sont imbriqués ou tordus, mais généralement l'un des pétales est entièrement recouvert. Etamines insérées à des hauteurs inégales dans le tube, 1 ou 2 étant plus élevées que les autres ; anthères allongées ou ovoïdes dont une seule est fertile, les autres se présentant sous forme de staminodes plus ou moins avortés. Ovaire uniloculaire à placentas peu développés ; graines à tégument réticulé en creux, d'apparence alvéolaire.

Hab. — 13-14 espèces, la plupart des Indes et des îles Malaises, quelques-unes de l'Afrique tropicale et de l'Australie.

Espèces étudiées. — *C. diffusa* R. Br., *C. decussata* Rœm. et Sch., *C. Wallichii* Clarke.

Morph. int. — *Racine.* — Elle ressemble complètement à celle des *Chlora* et possède une écorce et un péricycle caducs, ainsi que des fascicules criblés intraligneux.

Tige. — Elle est fortement quadrangulaire, avec 4 arêtes volumineuses (*C. diffusa*) ou 4 ailes membraneuses égalant en hauteur le demi-diamètre de la tige (*C. Wallichii*), ou même ce diamètre complet (*C. decussata*). L'écorce, peu lacuneuse, renferme des faisceaux foliaires à bois central courant jusque dans les ailes (*C. diffusa, Wallichii*). Le liber est

extrêmement réduit et le bois très fortement sclérenchymateux. La moelle est résorbée, sauf à sa partie périphérique un peu scléreuse et contenant les fascicules criblés surnuméraires.

Feuille. — Épiderme à cuticule à peu près lisse; stomates à 3 cellules annexes plus petites; mésophylle lacuneux, sensiblement homogène. Beaucoup de feuilles sont très mucilagineuses.

Ovaire comme celui des *Chlora*, avec un épiderme extérieur à longues cellules résineuses, mais dont les feuilles carpellaires sont moins involutées, et présentent peu ou pas de tissu mécanique de déhiscence.

Bartonia Muhlenb.

Syn. — *Centaurella* Mich., *Centaurium* Pers., *Andrewsia* Spreng.

Morph. ext. — Herbes saprophytes, grêles, un peu verdâtres; feuilles réduites à quelques écailles. Fleurs blanches petites, 4-mères, en cymes plus ou moins contractées. Calice à lobes carénés, lancéolés, aigus; corolle campanulée ou rotacée, avec deux lobes recouverts et deux autres recouvrants dans le bouton. Étamines insérées dans les sinus, à filet un peu élargi; anthères introrses, basifixes; stigmate bilobé sessile sur l'ovaire uniloculaire. Graines très nombreuses, sessiles, lisses ou faiblement réticulées, insérées sur tout le pourtour de la paroi de la capsule.

Hab. — 3 espèces de l'Amérique du Nord.

Espèce étudiée. — *Bartonia verna* Muhlenb.

Morph. int. — *Tige.* — Structure comparable à celle que nous avons décrite plus haut. Le cylindre central est réduit à 4 faisceaux libéroligneux, composés chacun de quelques vaisseaux presque adossés à l'endoderme, avec des paquets de tubes criblés, plus nombreux vers la moelle. Il n'existe dans cette plante aucune trace de tissu de soutien.

Feuille. — Réduite à une petite écaille dont l'épiderme présente de larges stomates entourés de 3 cellules annexes; mésophylle lacuneux homogène.

Obolaria Linn.

Syn. — *Schultesia* Raf.

Morph. ext. — Plante grêle vivant dans l'humus ou sur de vieux mor-

ceaux de bois pourri, de couleur pourpre verdâtre, possédant encore une faible quantité de chlorophylle. Écailles foliaires opposées ou irrégulièrement écartées. Fleurs 4-mères en épis terminaux, sans sépales; Gilg croit que les deux petites bractéoles de la fleur représentent le calice. Corolle campanulée à 4 lobes oblongs, imbriqués. Étamines à filet court, insérées dans les sinus; anthères mobiles, ovales ou sagittées. Capsule uniloculaire contenant des graines attachées sur toute l'étendue de la paroi, et dont la déhiscence est septicide ou irrégulière.

Hab. — 1 espèce de l'Amérique du Nord.

Morph. int. — Cette intéressante petite plante a fait l'objet d'une étude complète de M. Th. Holm (1).

Racine. — Endoderme dont les cellules présentent de nombreuses cloisons secondaires tangentielles et radiales; le faisceau est diarche. Dans les cellules de l'écorce qui persistent, on trouve des hyphes de Champignons, car cette racine est une mycorhize. Le liber est assez épais, et dans le bois toujours très parenchymateux on rencontre de nombreux petits amas criblés.

Tige. — Épiderme à cuticule plissée; parenchyme cortical contenant un peu de chlorophylle et terminé par un endoderme nettement différencié. Liber formant une bande continue assez épaisse; la zone ligneuse est très compacte, surtout à l'extérieur, et montre 4 masses vasculaires, s'avançant en pointe vers la moelle qui contient des fascicules criblés, très petits, nombreux, surtout à la périphérie.

Feuille. — Mésophylle homogène lacuneux, contenant très peu de chlorophylle.

La présence de la chlorophylle et des stomates, ainsi que le développement du système ligneux, permettent de penser que cette plante est incomplètement saprophyte, malgré certains autres caractères d'infériorité tels que: l'absence de radicelles, la réduction des feuilles, l'avortement des ovules souvent représentés par une simple lame de tissu, et la transformation de la racine en mycorhize.

(1) Th. Holm, *Obolaria virginica. Morphological and anatomical Study* (Ann. of Bot., XI, 1897, p. 369-383).

3. Chironiinées.

Pollen arrondi, très gros. Exine distincte, finement ponctuée de hachures, avec trois bandes germinatives nettement différenciées. Bois avec îlots de tubes criblés. Corolle presque radiée. Ovaire uniloculaire.

A. Calice à lobes lancéolés ou linéaires, acuminés, généralement carénés .... 24. *Chironia.*

B. Calice à divisions allongées, obtuses. Entre le calice et la corolle se trouve une sorte de disque nectarifère plus ou moins lobé. Plante pubescente.............. 25. *Orphium.*

Chironia Linn.

Syn. — *Plocandra* E. Mey., *Roeslinia* Mœnch.

Morph. ext. — Plantes vivaces suffrutescentes, quelquefois de petits arbrisseaux dressés ou plus ou moins couchés, à feuilles sessiles ou amplexicaules, avec de grandes fleurs rouges ou pourprées, hermaphrodites, 5-mères. Calice à divisions lancéolées, aiguës, souvent carénées ; corolle à tube court, avec des lobes larges, acuminés, tordus. Etamines insérées dans le tube à des hauteurs variables ; anthères basifixes allongées, souvent contournées sur elles-mêmes après la déhiscence qui se fait par des fentes longitudinales externes ou internes, partant du sommet. Style allongé à stigmate capité. Capsule uniloculaire parfois bacciforme avec de très nombreuses petites graines arrondies dont le tégument est d'ordinaire régulièrement épaissi en réseau.

Hab. — 10-15 espèces originaires pour la plupart du Cap ; les autres croissent dans l'Afrique tropicale et à Madagascar.

Espèces étudiées. — *Ch. nudicaulis* L., *Ch. densiflora* Ell., *Ch. palustris* Burch., *Ch. jasminoides* L., *Ch. linoides* L., *Ch. baccifera* L., *Ch. serpyllifolia* Lehm., *Ch. peduncularis* Lindl., *Ch. maritima* Eckl., *Ch. purpurascens* E. Mey.

Morph. int. — *Racine.* — Généralement très ligneuse, à bois excessivement serré avec des îlots criblés inclus, plus ou moins régulièrement rangés en séries concentriques et surtout nombreux vers le collet. Le parenchyme cortical persiste partiellement et le liber est peu épais. Parfois l'on trouve dans l'écorce et le péricycle (*Ch. tetragona*) de larges fibres, peu allongées, très épaisses. Les cellules de l'endoderme sont simples ou ne présentent qu'un très petit nombre de cloisons secondaires.

Tige. — 4 côtes plus ou moins développées formant parfois 4 ailes véritables (*Ch. maritima, linoides*), toujours relativement plus accentuées sur les pédoncules floraux.

Chez certaines espèces (*Ch. jasminoides*), il existe en outre quelques côtes longitudinales beaucoup plus petites.

L'épiderme est lisse ou peu strié; le parenchyme cortical, toujours peu épais, possède quelquefois, dans les tiges âgées, quelques grosses fibres mécaniques (*Ch. tetragona*, *baccifera*).

Le liber normal est d'autant plus réduit que la coupe passe par un endroit plus élevé de la tige ; dans les pédoncules floraux, il n'existe que de simples petits paquets de tubes criblés, enclavés dans la zone ligneuse externe et appuyés sur l'endoderme. Dans les tiges plus grosses, il se surajoute quelques assises parenchymateuses, parfois d'origine franchement secondaire. Le bois des *Chironia* est extrêmement compact, presque entièrement composé de fibres aréolées et ponctuées, avec quelques rares vaisseaux dans le bois de printemps (fig. 1, Pl. I).

Comme nous l'avons précédemment décrit, on voit souvent se produire des inclusions de parenchyme non lignifié, aux dépens desquelles naissent des paquets de tubes criblés très petits, à cloison oblique, munis de plusieurs grillages. Fréquemment, ces arrêts momentanés de lignification se produisent simultanément en de nombreux points du cambium; il en résulte l'apparition d'une série concentrique de ces îlots criblés intraligneux (*Ch. nudicaulis*, *linoides*, etc.). Le nombre de ces tubes criblés est d'autant plus grand qu'on examine la plante à la base de la tige et que cette tige est âgée; ils n'existent pas, ou sont très rares dans les pédoncules floraux et les très jeunes tiges (*Ch. palustris*, *densiflora*, *purpurascens*, etc.).

Le développement de ces amas criblés ne ressemble en rien à celui des formations analogues des *Strychnos*, car dans ces dernières espèces c'est grâce à un arrêt de fonctionnement centrifuge que cette anomalie se produit. La moelle des *Chironia*, résorbée dans sa partie centrale, contient généralement à sa périphérie des fascicules criblés assez volumineux, ou bien très petits, mais très nombreux (*Ch.*

linoides, *serpyllifolia*), ou bien encore très rapprochés et formant une bande presque continue (*Ch. maritima*); enfin, ils peuvent être peu nombreux et réduits (*Ch. baccifera*), mais alors le liber normal est beaucoup plus épais que dans les autres espèces.

Feuille. — Épiderme avec une cuticule très épaisse, lisse ou finement striée (*Ch. densiflora*), fortement ridée (*Ch. purpurascens*); stomates rares à la face supérieure, nombreux au contraire à la face inférieure, entourés de 3 cellules annexes plus petites, et disposés à la surface de la feuille. Mésophylle bifacial, avec un parenchyme chlorophyllien de 1-5 assises de cellules plus ou moins rectangulaires, mais dont la rangée sous-épidermique est toujours franchement palissadique.

Anthères à parois assez minces, et dont le tissu, sauf quelques cellules du connectif, est tout entier formé de cellules mécaniques à épaississements variés, mais produisant la torsion de l'organe après l'anthèse.

Ovaire arrondi, ovoïde, à placentas peu proéminents, mais dont l'épiderme externe est formé de longues cellules à oléorésine, analogues à celles des *Chlora*, etc... Il n'existe généralement pas de tissu mécanique intérieur.

Orphium E. Mey.

Syn. — *Valerandia* Neck.

Morph. ext. — Petit arbrisseau dressé, ramifié à feuilles charnues, pubescentes avec de belles grandes fleurs rouges, 5-mères, disposées en cymes terminales. Calice à divisions obtuses non carénées; entre le calice et la corolle, il existe à la base un disque glanduleux crénelé. Les anthères sont tordues à droite après l'anthèse. Ovaire dont les placentas sont fortement incurvés; style filiforme, stigmate indivis capité. Graines nombreuses à tégument réticulé.

Hab. — 1 espèce très répandue au Cap: *Orph. frutescens* E. Mey.

Morph. int. — *Tige.* — Épiderme à cuticule épaisse, striée, dont les cellules se soulèvent çà et là en papilles courtes, coniques ou parfois en véritables poils assez longs, présentant 1-2 cloisons transversales. Écorce lacuneuse,

liber très développé avec quelques assises de cellules secondaires. Bois extrêmement dur, formé presque en entier de fibres très épaisses, assez grandes et séparées par des rayons médullaires unicellulaires à éléments plus petits, mais aussi fortement lignifiés. Suivant l'âge de la tige et la hauteur de la section, on rencontre un nombre variable de très petits îlots de tubes criblés, épars dans la masse ligneuse (fig. 3, Pl. I).

Feuille. — Épiderme à cuticule épaisse striée, avec des papilles courtes, parfois de véritables poils, surtout nombreux sur les bords du limbe. Mésophylle bifacial, avec 2-4 assises chlorophylliennes et un parenchyme lacuneux épais.

4. Gentianinées.

Pollen assez gros, arrondi ou un peu allongé. Exine distincte, garnie de rangées plus ou moins régulières de petites aspérités.

A. Corolle sans fossettes nectarifères à la base. Stigmate ne s'étalant jamais à la surface de l'ovaire.
- *a.* Tige volubile. Corolle pendante campanulée ou infundibuliforme .... 26. *Crawfurdia.*
- *b.* Tige toujours droite. Corolle dressée.
  - α. Étamines insérées dans les sinus interlobaires. Calice et corolle dont les lobes ne se recouvrent pas dans le bouton .... 27. *Jæschkea.*
  - β. Étamines insérées dans le tube. Calice et corolle imbriqués. Placentas peu proéminents .... 28. *Gentiana.*
  - γ. Placentas fortement incurvés, se touchant au centre et donnant un ovaire d'apparence biloculaire .... 29. *Ixanthus.*

B. Corolle portant à la base des fossettes nectarifères ou des éperons, ou bien le stigmate s'étale sur la capsule.
- *a.* Stigmate sessile, s'étendant plus ou moins latéralement, à la façon d'une bandelette, sur la ligne de suture des carpelles .... 30. *Pleurogyne.*
- *b.* Stigmate non étalé sur l'ovaire.
  - α. Lobes de la corolle à bord droit recouvrant; des petites fossettes nectarifères à la face extérieure des lobes de la corolle .... 31. *Sweertia.*
  - β. Lobes de la corolle à bord gauche recouvrant. Nectaires proéminents à l'extérieur des lobes de la corolle, sous forme de gibbosités ou d'éperons .... 32. *Halenia.*

Crawfurdia Wall.

Syn. — *Tripterospermum* Bl., *Pterygocalyx* Maxim., *Golownina* Maxim.

Morph. ext. — Plantes herbacées volubiles, à tige grêle allongée, à feuilles opposées, pétiolées, souvent trinerviées. Les fleurs bleuâtres ou blanches sont axillaires, isolées ou fasciculées, 4-5-mères. Calice tubuleux, lisse, caréné ou ailé, avec des lobes linéaires séparés par des sinus plus ou moins larges. Corolle campanulée ou infundibuliforme à lobes présentant souvent des plis ou des appendices dans les sinus. Étamines insérées dans le tube; anthères ovoïdes ou sagittées, pollen assez volumineux en grains arrondis ou un peu elliptiques dont l'exine est garnie de fins tubercules disposés plus ou moins régulièrement. Ovaire uniloculaire, avec de très faibles placentas, donnant une capsule parfois charnue, bacciforme, contenant des graines nues ou ailées, arrondies ou triangulaires.

Hab. — Environ 7 espèces de l'Asie tropicale et subtropicale.

Espèces étudiées. — *C. volubilis* (Maxim.) Gilg, *C. japonica* Sieb. et Lucc., *C. grandiflora* aut.?

Morph. int. — *Racine.* — Écorce très lacuneuse; cellules endodermiques avec 4-5 cloisons secondaires; liber parenchymateux comme le bois, qui contient aussi de nombreux vaisseaux et des îlots criblés inclus.

Tige. — Écorce parenchymateuse assez épaisse, limitée par de grandes cellules endodermiques simples qui n'offrent que rarement 1-2 cloisons radiales. Liber assez développé avec amas isolés de tubes criblés secondaires. Bois parfois très vasculaire (*C. japonica*), parfois avec une zone externe surtout fibreuse, et de larges vaisseaux vers la moelle (*C. volubilis*); ces vaisseaux, à la base de la tige, sont réunis en 5-6 amas principaux qui pénètrent plus profondément dans la moelle; la zone externe fibreuse contient de petits amas de tubes criblés intraligneux, ce qui, pour Vesque, constitue une des adaptations anatomiques particulières aux lianes (1). Le cylindre ligneux de *C. grandiflora* est composé de bandes alternativement très vasculaires ou très fibreuses. Les fascicules criblés périmédullaires sont volumineux et peu nombreux.

Dans les pédoncules floraux, le bois est extrêmement compact, presque entièrement fibreux.

(1) Voy. aussi Schenck, *Biologie und Anatomie der Lianen*, 1897.

Feuille. — Épiderme à cuticule finement striée, formé de cellules à parois très ondulées; stomates disposés seulement à la face inférieure et entourés de 3 cellules presque égales. Mésophylle bifacial, très lacuneux.

Oxalate de calcium en cristaux assez nets, très petits, dispersés dans les divers parenchymes.

Gentiana Tournef.

Morph. ext. — Plantes herbacées de dimension très variable, simples, dressées ou cespiteuses, ou formant un gazon serré. Feuilles entières opposées, très généralement sessiles. Fleurs hermaphrodites à l'aisselle des feuilles ou en bouquet terminal, sessiles ou pédonculées, souvent avec deux préfeuilles; elles sont, la plupart du temps, de couleur vive très variable suivant les espèces. Calice tubuleux à 5 divisions, rarement 4-6-7, lisse, parfois caréné ou ailé, à préfloraison imbriquée; il se déchire quelquefois longitudinalement d'une façon irrégulière après la floraison. Corolle infundibuliforme, campanulée, hypocratériforme, ou presque rotacée, avec 4-5 lobes, rarement 6-8, et munie de replis ou de franges à la gorge du tube. Des nectaires sont placés à la base de la corolle ou de l'ovaire.

Étamines alternipétales en même nombre que les lobes de la corolle, avec des filets soudés à la partie inférieure du tube et s'en séparant à des hauteurs variables.

Anthères ordinairement basifixes, extrorses, parfois accolées intimement en tube, à déhiscence longitudinale. Ovaire bicarpellé, uniloculaire, s'amincissant à la partie supérieure en un style plus ou moins allongé, terminé par un stigmate bilobé, dont les lobes antéro-postérieurs sont révolutés ou réunis en forme de coupe ou d'entonnoir; la base de l'ovaire est élargie en plateau entier ou lobé. Capsule bivalve, septicide, uniloculaire, avec des placentas peu apparents et rapprochés. Graines nombreuses provenant d'ovules anatropes horizontaux unitégumentés, arrondis ou lenticulaires par pression réciproque, ailées ou non, lisses ou munies d'ornements en forme de petites plaques ou d'écailles pointues.

Hab. — Environ 300 espèces des régions alpines ou arctiques du monde entier, sauf *en Afrique*, où l'on n'en connaît aucune. Peu d'espèces se trouvent dans les plaines; elles habitent, pour la plupart, les hautes montagnes de la zone tempérée du Nord, la Cordillère des Andes, l'Himalaya, les régions arctiques et aussi les régions antarctiques, telles que le sud de l'Australie, la Nouvelle-Zélande, la Tasmanie.

Nota. — Ce genre, composé de beaucoup d'espèces affines, a fait l'objet de nombreux travaux taxinomiques. Tout récemment, en 1894, il a été complètement revu au point de vue systématique par Kusnezow (1) qui a bien voulu nous

(1) Kusnezow, *Rev. des Sc. nat. de Saint-Pétersbourg*, 1894.

envoyer son mémoire original écrit en russe, mais dont une grande partie est déjà publiée en allemand (1); nous lui transmettons ici nos plus sincères remerciements.

L'ensemble de ses recherches est d'ailleurs résumé dans *Die nat. Pfl. Familien*, Engl. u. Pr., p. 80-86, et nous suivrons, pour l'étude anatomique, la classification de cet auteur, en renvoyant au travail original (p. 158-159) pour le tableau synoptique des sections et les indications bibliographiques.

Sous-genre I. — **Eugentiana** Kusnez.

Car. génér. — Sépales réunis en tube jusqu'à mi-hauteur par une membrane intérieure (membrane intracalycinale) formée d'une lame mince de mésophylle protégée par les épidermes, quelquefois réduite aux deux assises épidermiques. Le tube du calice est souvent fendu latéralement d'un côté, et forme une gaine plus ou moins complète et asymétrique; enfin, il peut être réduit à la simple membrane intérieure avec 1-3 faisceaux vasculaires et une petite dent sur le bord de cette membrane. Les lobes de la corolle, sauf chez *G. lutea*, sont toujours réunis par des replis (replis interlobaires) souvent très développés, symétriques ou asymétriques, et simplement membraneux, sans tissu conducteur libéroligneux propre, mais avec quelques ramifications des nervures du pétiole adjacent.

Les pétales possèdent trois faisceaux vasculaires: un médian et deux latéraux. Ces derniers se réunissent avec le faisceau de l'étamine voisine dans la partie antérieure du tube. La gorge de la corolle est presque toujours nue. Chez quelques espèces peu membraneuses, on trouve des franges.

Hab. — 161 espèces, presque toutes des régions montagneuses élevées de l'Europe, de l'Amérique du Nord et de l'Asie; 2 seulement dans les Andes de l'Amérique du Sud.

Section 1. — *Coelanthe*.

Syn. — *Coelanthe* Ren., *Asterias* Ren., *Pneumonanthe* Sch. pp., *Dasystephana* Bork pp.

Morph. ext. — Racine vivace, tige épaisse, dressée, non ramifiée; feuilles larges, les radicales en rosette, atténuées en pétiole; fleurs jaunes ou pourpres, généralement ponctuées de brun. Tube du calice indivis, ou fendu à moitié d'un seul côté. Corolle presque rotacée, sans replis interlobaires (*G. lutea*), ou campanulée, avec des replis petits, asymétriques; style distinct avec stigmate allongé, révoluté. Capsule sessile, un peu stipitée chez le *G. pannonica*. Graines lenticulaires, aplaties par pression réciproque, à bords ailés. Hybrides nombreux.

Hab. — 5 espèces des régions alpines ou subalpines de l'Europe; le *G. lutea* L. se rencontre aussi dans l'Asie Mineure, et le *G. purpurea* au Kamtschatka.

(1) Kusnezow, *Acta horti Petropolitani*, t. XV, fasc. 1. Saint-Pétersbourg, 1896.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *G. lutea* L., *G. Burseri* Lapeyr., *G. punctata* L., *G. purpurea* L., *G. pannonica* Scop.

MORPH. INT. — 1. **G. lutea** L. (*G. major* Matth., *Asterias lutea* Borkh., etc.)

Racine. — Structure binaire ; parenchyme cortical homogène peu épais ; les formations secondaires apparaissent de bonne heure, car la racine principale et les racines latérales acquièrent un développement considérable. L'écorce primaire s'exfolie rapidement par l'apparition de petits péridermes successifs à liège mince. Le liber et le bois secondaires, très développés, sont surtout parenchymateux, avec des amas criblés, aussi bien dans la région libérienne que dans le bois (fig. 23).

Tige. — Épiderme persistant à cuticule lisse, épaisse ; 4-5 assises de collenchyme sous-épidermique ; parenchyme cortical très lacuneux, liber bien développé en files radiales surtout parenchymateux, avec des îlots épars de tubes criblés étroits, à cloisons horizontales ou un peu obliques. Le bois primaire est peu important ; les formations secondaires ligneuses, très vasculaires au début, sont surtout sclérenchymateuses dans la zone externe ; ce sont des éléments très lignifiés allongés de 8-15 μ de diamètre et munis de ponctuations aréolées très fines. Le développement des organes, suivi sur des germinations (1), montre l'apparition simultanée des tubes criblés dans la région externe et interne, puis la différenciation des trachées. Le fonctionnement de la zone cambiale donne très rapidement un tissu épais qui se lignifie très vite aussitôt que le nombre définitif des cellules est atteint.

Dans toute l'étendue de la moelle, il se produit des foyers de multiplication donnant des îlots de tissu criblé surnuméraire, protégé parfois par la sclérification de quelques cellules

(1) Les germinations des plantes de cette famille sont difficiles ; nous n'avons pu les obtenir que pour un petit nombre d'espèces ; les graines restent parfois dans le sol pendant deux années sans germer.

médullaires adjacentes. Souvent, et particulièrement dans

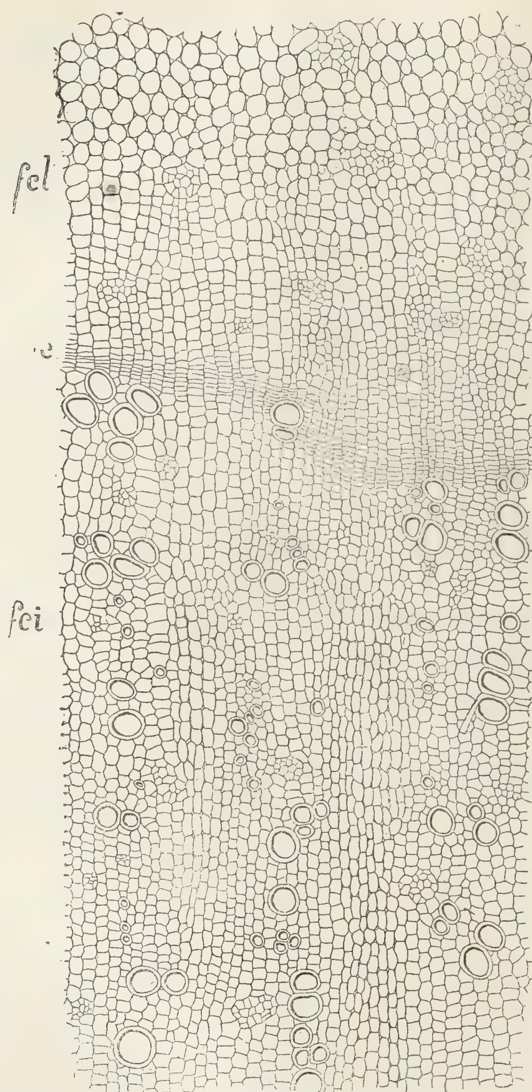


Fig. 23. — Portion de coupe transversale d'une racine âgée de *G. lutea*. — *c*, cambium; *fcl*, îlots criblés du liber; *fci*, fascicules criblés intraligneux; *v*, vaisseaux. G = 80 d.

les amas criblés du centre, il se différencie quelques trachées ligneuses, que complète le système conducteur et formant

de véritables *fascicules cribro-vasculaires* supplémentaires (1).

Pendant l'accroissement de la plante, les cellules parenchymateuses de la moelle s'écartent, le tissu se disloque, se remplit de déchirures et de lacunes irrégulières. Après la floraison, toute la partie centrale de la moelle se résorbe et avec elle le tissu conducteur surnuméraire qu'elle contenait ; la tige est alors fistuleuse. Il ne persiste qu'une zone annulaire de moelle au contact du bois, et c'est toujours cette portion périphérique médullaire qui renferme la plupart des fascicules criblés. Le *pédoncule floral* présente une structure analogue, mais il n'existe dans la moelle que du tissu criblé sans addition de vaisseaux. Vers la base, la tige est complètement engainée par les feuilles, et la coupe montre une bande extérieure de tissu qui contient de nombreux cordons vasculaires dont le bois est souvent intérieur. Ces faisceaux, en quelque sorte concentriques, sont généralement dus à la soudure de plusieurs faisceaux se détachant du cylindre central de la tige ; plus tard, ils se séparent et se développent en éventail pour pénétrer dans la base rétrécie de la feuille. La tige, prise au milieu d'un des entre-nœuds élevés, ne présente jamais cette gaine annulaire.

Feuille. — Nervures généralement très proéminentes à la face inférieure, formant des cordons arrondis un peu triangulaires ; elles possèdent un seul arc vasculaire à péridesme collenchymatoïde contenant des tubes criblés. Épiderme à cuticule lisse, à parois ondulées, avec stomates aux deux faces entourés de 3, rarement de 4 cellules, dont 2 sont un peu plus petites; les cellules épidermiques supérieures, plus grandes, mesurent 30 à 38 μ, les inférieures 20-25 μ. Mésophylle presque homogène; les cellules sous-épidermiques supérieures sont simplement un peu elliptiques et plus serrées que le reste du parenchyme, composé de cellules à parois largement ondulées, laissant entre elles des méats ou des lacunes irrégulières. *Oxalate de calcium* en fins cristaux isolés

(1) E. Perrot. *Sur le tissu conducteur surnuméraire* (*loc. cit.*).

çà et là dans les parenchymes, plus nombreux et aciculés dans certaines cellules à contenu mucilagineux.

G. purpurea (*G. punicea* C. Gesn., *G. major purpurea* C. Bauhin, *Cœlanthe purpurea* Borkh.).

Racine. — Écorce primaire exfoliée de bonne heure par un périderme péricyclique. L'endoderme est formé de cellules présentant de 8 à 12 cloisons radiales. Le liber et le bois sont assez semblables à ceux de l'espèce précédente, mais les vaisseaux sont plus nombreux et laissent facilement voir les restes annulaires épaissis des cloisons primitives transversales. Souvent, comme nous l'avons décrit, quelques vaisseaux sont obstrués par des résines, et il peut se produire autour d'eux un foyer de multiplication cellulaire, dont les éléments se subérifient et isolent ces vaisseaux du tissu adjacent (fig. 5). Cette racine ne contient pas d'*oxalate de calcium*.

Tige. — Elle diffère de *G. lutea* par une plus forte lignification des éléments scléreux secondaires de la zone externe du bois, qui sont finement ponctués. La moelle est sclérifiée dans sa portion périphérique qui contient des fascicules criblés et cribro-vasculaires plus volumineux et moins nombreux. Les faisceaux foliaires ont une course moins longue dans l'écorce et se rendent rapidement aux feuilles. La gaine, formée par les feuilles basales, contient de très gros faisceaux souvent munis de liber secondaire bien développé et d'un péridesme à fascicules criblés très abondants.

Feuille. — Épiderme à cellules petites de 17-22 μ, à stomates plus nombreux à la face inférieure ; cuticule lisse. Mésophylle à parenchyme chlorophyllien mieux différencié que chez le *G. lutea*, formé de 4-5 assises de cellules elliptiques assez serrées, le reste du mésophylle étant très lacuneux. Nervures très saillantes formant des cordons triangulaires, munis de quelques assises de collenchyme sous-épidermique qui écrase le tissu parenchymateux central. Pour être comparables, les coupes de feuilles doivent toujours être faites vers le milieu du limbe, au voisinage de la ner-

vure principale. La partie rétrécie en pétiole de ces feuilles possède un mésophylle absolument homogène.

Oxalate de calcium plus rare que dans le *G. lutea*.

G. punctata (*G. secunda* C. Gesn., *G. major pallida* Clus., *G. purpurea* Vill., *G. immaculata* Pers., *Cœlanthe punctata* Don, *Dasystephana punctata* Borkh.).

Racine. — Liber moins développé que dans les deux précédentes espèces ; bois à éléments vasculaires plus nombreux, serrés à la périphérie, isolés dans le parenchyme au centre. La racine de *G. punctata* est plus courte, plus ondulée et les fascicules criblés intraligneux sont orientés un peu obliquement dans tous les sens.

Tige. — Elle est caractérisée par deux à trois assises de collenchyme sous-épidermique, et par l'atrophie plus ou moins complète des cellules du parenchyme cortical ; la partie centrale de l'écorce paraît extrêmement lacuneuse, parcourue par des travées cellulosiques provenant de l'accolement des parois des cellules qui se sont aplaties. Le liber est peu développé ; le bois très compact, sans rayons médullaires. La moelle périphérique est fortement scléreuse et contient les *faisceaux conducteurs surnuméraires*.

Feuille. — Nervures principales saillantes, formant un cordon triangulaire qui porte latéralement une *expansion membraneuse caractéristique*. Mésophylle très lacuneux à parenchyme chlorophyllien peu différencié ; les cellules épidermiques supérieures mesurent 24-28 μ, et le tissu péridesmique est peu abondant, ce qui distingue cette feuille de celle du *G. lutea*.

G. Burseri (*Cœlanthe Burseri* Don).

Racine. — Structure anatomique comparable à celle de *G. lutea*, mais les fascicules criblés intraligneux du centre sont dirigés dans tous les sens.

Tige. — Parenchyme cortical semblable au précédent, mais l'écrasement est plus intense ; l'on n'y trouve pas de grandes lacunes, mais seulement une bande de tissu atrophié écrasé. Liber très riche en tubes criblés, peu collenchy-

mateux dans sa zone externe; le cylindre ligneux est tout à fait comparable à celui du *G. purpurea*. Les petits amas de tubes criblés ne sont pas inclus dans la cellule parenchymateuse dans laquelle ils ont pris naissance, comme chez les espèces précédentes; cela tient à ce que les divisions produisant les tubes criblés apparaissent de très bonne heure près du cambium, avant que les cellules n'aient atteint leur grandeur définitive. La moelle périphérique scléreuse contient des amas de tissu criblé, auquel il s'ajoute rarement des vaisseaux.

Feuille. — Nervures peu saillantes; feuilles peu épaisses; cellules épidermiques de 20-25 μ de profondeur; mésophylle homogène; *oxalate de calcium* très rare.

G. Pannonica (*G. purpurea* Schrank., Kram., Jacq., Gebh., *G. punctata* Jacq., *Cœlanthe pannonica*, Don).

Tige. — Caractérisée par le bois plus fortement lignifié, presque fibreux, et par l'absence de tissu criblé au centre de la moelle.

Feuille. — Nervures saillantes arrondies avec parenchyme écrasé au milieu, ce qui la différencie de *G. lutea*; péridesme abondant. Cellules épidermiques supérieures de 18-25 μ d'épaisseur.

Caractères anatomiques généraux. — Racine très grosse à écorce primaire caduque, par fonctionnement de péridermes successifs souvent péricycliques; liber très épais, parenchymateux avec amas isolés de tubes criblés; bois parenchymateux avec gros vaisseaux et îlots criblés. Ces derniers sont, ou bien très allongés suivant l'axe de la racine (*G. lutea, purpurea*), ou bien courts fusiformes et orientés dans tous les sens (*G. punctata*, *Burseri*). Tige à épiderme persistant; cuticule lisse; collenchyme sous-épidermique de 2-3 assises (*G. punctata*, *Burseri*) ou de 4-5 assises (*G. lutea, purpurea*). Liber peu épais; bois vasculaire vers l'intérieur, formé surtout de sclérenchyme ligneux ponctué à la périphérie et sans rayons médullaires; moelle dont la partie périphérique est souvent très scléreuse et contient des amas

de *tissu conducteur surnuméraire complet*, sauf chez le *G. pannonica* qui ne présente à la périphérie de la moelle que des îlots de tubes criblés sans trachées. La portion centrale de cette région s'atrophie et se résorbe après la floraison.

Feuille. — Nervures proéminentes dont la forme de la section constitue un véritable caractère spécifique. Épiderme à cuticule lisse avec stomates entourés de 3-4 cellules. Arc vasculaire des nervures à péridesme abondant renfermant des tubes criblés. Mésophylle à peu près homogène, très lacuneux, à éléments plus allongés et plus serrés à la face supérieure.

Oxalate de calcium en fins cristaux épars dans les parenchymes, surtout dans la moelle de la tige et le mésophylle de la feuille.

Section II. — *Pneumonanthe.*

Syn. — *Cyane* Ren., *Cuminalis*, *Dasystephana*, *Eurythalia* Borkh.

Morph. ext. — Racines vivaces. Tiges généralement simples, dressées ou un peu couchées. Feuilles toutes caulinaires à bord non cartilagineux, les feuilles radicales sont presque toujours réduites à des écailles. Fleurs nombreuses, très belles, blanches, jaunes ou purpurines, axillaires ou terminales, généralement sessiles. Tube du calice entier ou rarement fendu latéralement, corolle campanulée ou infundibuliforme, avec replis interlobaires simples ou bifides, ordinairement asymétrique. Capsule plus ou moins stipitée, avec un style surmonté d'un stigmate à deux lobes révolutés. Graines arrondies, souvent aplaties par pression réciproque, ordinairement ailée tout autour, ou d'un seul côté, ou bien aux deux extrémités.

Hab. — 22 espèces de l'Amérique du Nord, 2 de l'Europe et environ 10 de l'Asie.

Espèces étudiées. — 1° Américaines : *G. Andrewsii* Gr., *G. Saponaria* L., *G. spathacea* Kunth, *G. affinis* Griseb., *G. Parryi* Engelm.; 2° Asiatiques : *G. scabra* Bunge, *G. triflora* Pall., *G. septemfida* Pall.; 3° Européennes : *G. pneumonanthe* L., *G. asclepiadea* L.

Morph. int. — **G. pneumonanthe**. — *Racine.* — Écorce primaire mince, caduque; endoderme avec 6-8 cloisons secondaires par cellule. Péricycle et liber collenchymateux; tubes criblés très fins en amas isolés. Bois surtout parenchymateux; certains vaisseaux s'obstruent par des matières résineuses, et s'isolent par cloisonnement et subérification des cellules qui les entourent, comme chez *G. purpurea*. Inclus dans le parenchyme ligneux, on trouve aussi des fas-

cicules criblés. *Oxalate de calcium* en prismes très bien caractérisés, abondants surtout dans la région péricyclique.

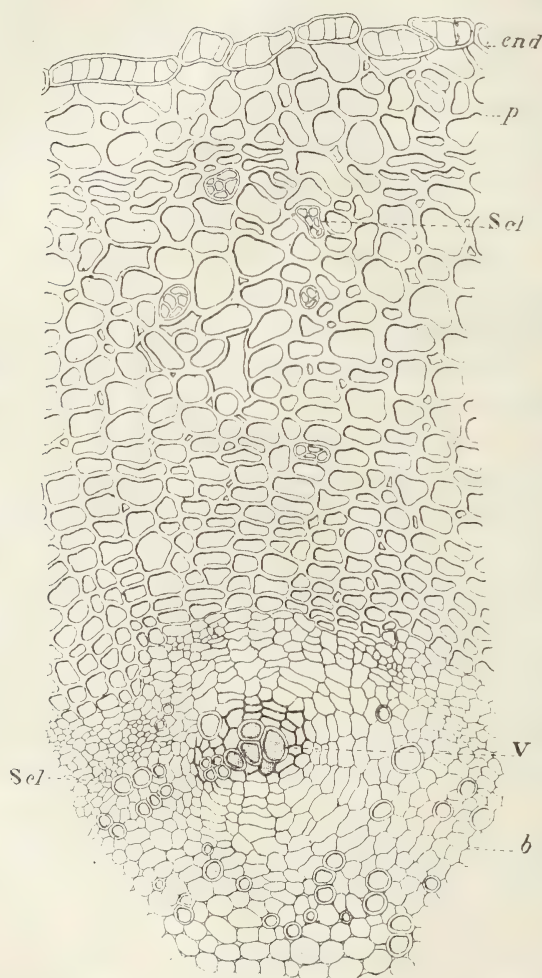


Fig. 24. — Racine de *G. pneumonanthe*. — *end*, endoderme ; *p*, péricycle ; *scl*, fascicules criblés ; *v*, vaisseaux remplis d résine.

Dans les grosses racines, l'endoderme est exfolié ; les cellules du péricycle devenues extérieures se subérifient.

Tige. — Épiderme à cuticule lisse ou finement striée, à parois épaisses, ondulées ; écorce à lacunes irrégulières;

liber très mince sans formations secondaires; le fonctionnement secondaire ne donne que des éléments sclérenchymateux avec quelques vaisseaux rayés; moelle très abondante avec fascicules criblés à la périphérie, et faisceaux cribro-vasculaires au centre; ces derniers disparaissent avec la moelle centrale après la floraison. L'activité du méristème est toujours plus grande au contact des éléments vasculaires primaires, de telle sorte que le bois externe scléreux se différencie en direction centripète. Les amas criblés de la région normale libérienne et ceux de la moelle sont contemporains, les trachées se différencient un peu plus tard. De même dans les fascicules criblés médullaires, les vaisseaux ne sont apparents qu'à une certaine distance du méristème terminal.

Feuille. — Épiderme supérieur à cellules de 35-40 μ avec une cuticule très épaisse (9-10 μ), généralement soulevées extérieurement au milieu en petites éminences papillaires coniques, obtuses. Mésophylle lacuneux bifacial formé d'une assise de longues cellules palissadiques mesurant 110-120 μ, et occupant un tiers de l'épaisseur totale. *Oxalate de calcium* en très fins et très nombreux cristaux répandus surtout dans le parenchyme chlorophyllien. Ovaire à épiderme externe plissé, avec de nombreux ovules insérés tout autour de la paroi, sans mamelons placentaires différenciés.

G. asclepiadea. — *Racine.* — Écorce primaire caduque, endoderme dont les cellules ont leurs parois primitives épaisses, avec 12-15 cloisons radiales secondaires. Péricycle collenchymateux dont quelques cellules externes se sont cloisonnées, formant un suber qui exfolie l'endoderme dans les racines âgées. Liber très cristalligène, possédant, de même que le bois, une structure analogue à celle du *G. pneumonanthe*.

Tige. — Épiderme à cuticule plissée, avec un collenchyme très faible un peu plus exagéré dans les côtes. L'endoderme possède des plissements subérifiés, et le parenchyme lacuneux cortical subit souvent une différenciation cornée peu

intense. Le liber, toujours primaire, est réduit à 2-3 assises de cellules parenchymateuses séparant de petits amas de fins tubes criblés.

Le bois, vasculaire au centre, est très fibreux à la partie extérieure, comme dans l'espèce précédente. La moelle n'a que des fascicules criblés périphériques.

Feuille. — Nervures peu saillantes avec péridesme de l'arc vasculaire très développé. Épiderme à cuticule épaisse (4-5 μ), dont les cellules mesurent 25-30 μ de profondeur. Mésophylle très lacuneux absolument homogène.

Ovaire comme *G. pneumonanthe.*

Oxalate de calcium en cristaux excessivement petits, épars dans les parenchymes.

Autres espèces. — *Racine.* — Structure toujours analogue à celle des deux espèces déjà décrites, avec un liber à parois épaisses, collenchymateuses, contenant de petits amas criblés (fig. 5, Pl. II).

Tige. — Généralement quadrangulaire avec quatre côtes longitudinales peu apparentes (*G. septemfida*, *Andrewsii*) ou assez développées (*G. spathacea*, *Paryi*, *scabra*); parfois d'autres côtes plus petites sont placées latéralement par rapport aux grandes, rapprochées deux à deux vers les deux extrémités d'un même diamètre. Ce fait est général pour toutes les Gentianées nettement quadrangulaires ou ailées, de même que ces arêtes sont plus membraneuses, aliformes sur les pédoncules floraux. L'écorce est généralement lacuneuse, sauf *G. Saponaria*; le liber est mince, réduit aux assises primaires; rarement il apparaît quelques assises secondaires (*G. scabra*, *Saponaria*, *Andrewsii*). Bois toujours fibreux dans sa région externe; il ne possède guère de vaisseaux que vers la moelle, et chez certaines espèces dans le bois de printemps (*G. Andrewsii*). La moelle contient toujours des amas isolés de tubes criblés parfois très volumineux et nombreux (*G. septemfida*); plus rarement, il existe au centre des faisceaux conducteurs complets (*G. Andrewsii*). On trouve aussi parfois certaines cellules de la moelle,

arrondies, allongées et devenues scléreuses (*cs*, fig. 2, Pl. I).

Feuille. — Épiderme à cuticule épaisse, ridée, dont les cellules se soulèvent fréquemment en papilles obconiques courtes. Mésophylle bifacial ; généralement il n'existe qu'une seule assise de cellules palissadiques occupant de 1/4 à 1/3 de l'épaisseur totale du limbe; le reste du mésophylle est très lacuneux, formé souvent de cellules largement ondulées ou même rameuses (*G. scabra*, *Saponaria*). La feuille est plus ou moins mucilagineuse ; les parois des cellules se gonflent très facilement par l'eau (*G. Paryi*, *triflora*). Les stomates, rares à la face supérieure, sont souvent presque arrondis, entourés de 3-4 cellules à peu près égales.

Oxalate de calcium très répandu dans les divers parenchymes, surtout le liber de la racine, la moelle de la tige et le mésophylle de la feuille ; on le distingue suffisamment sans le secours de la lumière polarisée, par la forme cristalline des cristaux, malgré leur petitesse ; ils sont prismatiques ou octaédriques, parfois maclés. Souvent, dans le parenchyme cortical de la tige (*G. Saponaria*), on trouve des amas de fins cristaux prismatiques aciculés, sortes de petits raphides disposés sans ordre ; de plus, le contenu de la cellule est franchement mucilagineux.

Caractères anatomiques généraux. — *Racines* ordinairement peu volumineuses, à écorce exfoliée jusqu'à l'endoderme qui disparaît souvent aussi, et dont les cellules possèdent de nombreuses cloisons radiales secondaires. Péricycle et liber collenchymateux, cristalligènes. Tubes criblés très fins, restés inclus dans des cellules de parenchyme à parois déjà épaissies. Bois parenchymateux avec fascicules criblés peu abondants.

Tige avec quatre côtes longitudinales bien développées et parfois d'autres plus petites. Épiderme persistant, à cuticule plissée ; peu de collenchyme sous-épidermique ; écorce généralement lacuneuse ; endoderme à plissements très nets ; liber mince possédant parfois quelques assises secondaires. Bois

très compact sans rayons médullaires, fibreux à l'extérieur. Moelle dont la partie périphérique contient toujours des fascicules criblés surnuméraires ; ces derniers se rencontrent aussi parfois au centre, et ils se complètent dans certaines espèces par l'adjonction de trachées.

Feuille. — Épiderme supérieur à cuticule épaisse, ridée, dont les cellules se soulèvent généralement au centre pour former une proéminence papillaire, courte, obconique. Mésophylle lacuneux composé de cellules irrégulièrement rameuses, formant un tissu très spongieux ; presque toujours une assise de longues cellules palissadiques.

Ovaire sans mamelons placentaires différenciés, ovules attachés sur le pourtour de la paroi.

Oxalate de calcium en sable cristallin isolé ou en petits prismes, octaèdres, ou cristaux maclés. Parfois certaines cellules à contenu mucilagineux contiennent de nombreux petits prismes aciculaires.

Section III. — *Othophora* Kusnez.

Morph. ext. — Racine vivace : tige dressée simple, à feuilles lancéolées, fasciculées à la base, pétiolées ; le bord du limbe n'est pas cartilagineux. Fleurs jaune pâle ponctuées de brun ; corolle à tube très court presque rotacée avec de très petits replis interlobaires asymétriques. Stigmate allongé enroulé en arrière. Capsule un peu stipitée, graines aplaties, ailées d'un côté. Cette section est intermédiaire entre *Cœlanthe* et *Aptera*.

Une espèce du Yunnan : *G. othophora* Franch.

Morph. int. — *Racine* à bois compact sans tubes criblés inclus, sauf dans la racine terminale près du collet. Rhizome ou souche assez développé, dont le cylindre central est divisé en masses libéroligneuses, analogues à celles des *Sweertia*, et séparées par de larges bandes parenchymateuses.

Tige avec quatre côtes ailées rapprochées et opposées par deux, et deux ou trois petites côtes dans l'intervalle. Épiderme à cuticule ridée. Parenchyme cortical méatique, endoderme à plissements très nets ; liber réduit. Bois très scléreux à la partie externe.

Des fascicules criblés périmédullaires.

Feuille à nervures proéminentes, sans collenchyme sous-épidermique. Épiderme à cuticule striée et soulevée en petites éminences coniques de 8-10 μ, l'épaisseur totale des cellules étant environ de 30 μ. L'épiderme supérieur est recticurviligne sans stomates; ces derniers sont nombreux à la face inférieure et mesurent 45-50 μ sur 25 à 30 μ. Mésophylle bifacial avec une assise palissadique.

Oxalate de calcium en très fins cristaux épars dans les parenchymes et aussi dans l'épiderme de la feuille.

SECTION IV. — *Stenogyne* Franch.

MORPH. EXT. — Plantes annuelles ou vivaces, à tige très ramifiée, souvent très grêles, droites ou redressées, avec 4 arêtes longitudinales, sans rosette de feuilles radicales : le bord du limbe est cartilagineux. Fleurs très belles, de couleur bleue, blanche ou rose; calice entier non ailé. Corolle campanulée, hypocratériforme chez *G. primuliflora*; replis interlobaires très développés et asymétriques. Capsule allongée, stipitée ou presque sessile, terminée par un style d'une longueur à peu près égale avec un stigmate à lobes récurvés. Graines un peu aplaties ou triangulaires, généralement ailées.

HAB. — 6 espèces, toutes de la Chine et de la province du Yunnan.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *G. rhodanta* Franch., *G. serra* Franch., *G. pterocalyx* Franch., *G. primuliflora* Franch.

MORPH. INT. — *Racine* à écorce caduque, protégée par un endoderme à cellules primitives épaissies, avec 10-12 cloisons secondaires (*G. rhodanta*) ou 1-2 (*G. serra*); péricycle généralement épais; liber assez développé, collenchymateux à la partie externe. Ces régions montrent quelques cellules à contenu mucilagineux contenant de fins cristaux aciculaires d'*oxalate de calcium*. Bois peu parenchymateux, avec d'assez gros vaisseaux et sans tubes criblés.

Tige. — Elle porte toujours quatre expansions membraneuses épaisses (*G. rhodanta*), comprenant 1-2 assises de parenchyme limité par l'épiderme (*G. pterocalyx*, *primuliflora*), ou réduites aux deux assises épidermiques accolées (*G. serra*). Épiderme à cuticule épaisse fortement ridée, gonflable par l'eau, et souvent soulevée en papilles coniques, courtes. Parenchyme cortical mince, de 3-6 assises de cellules, terminé par un endoderme très net. Péricycle à une assise de cellules, souvent interrompu, car dans ces espèces

le liber est extrêmement réduit ; la lignification atteint fréquemment jusqu'à l'endoderme. Ce dernier n'est plus représenté que par les petits amas isolés de tubes criblés, adossés d'une part à l'endoderme, et inclus dans le sclérenchyme ligneux de l'autre côté (*G. primuliflora*, *pterocalyx*, etc.). Bois avec de nombreux vaisseaux assez larges vers la moelle, fibreux dans sa partie externe, sans rayons médullaires.

La moelle est résorbée au centre, et la partie périphérique contient des amas criblés généralement volumineux.

Feuille. — Épiderme à cuticule striée, muni de proéminences papilleuses coniques, donnant une apparence scabre à la feuille. Ces proéminences sont surtout nombreuses sur les bords du limbe. Quelques cellules du mésophylle, ainsi que les parois internes et latérales de l'épiderme, ont subi une différenciation cornée ; elles forment une faible zone cartilagineuse, translucide, sans chlorophylle, qui borde le limbe d'une façon plus ou moins complète. Les cellules épidermiques supérieures sont généralement recticurvilignes, avec de très rares stomates ; les cellules de la face inférieure sont ondulées et les stomates arrondis, nombreux, sont entourés de trois cellules. Le mésophylle présente un parenchyme chlorophyllien assez serré, de 2-4 assises de cellules un peu allongées, presque isodiamétriques. Souvent la membrane de ces cellules est tellement gonflable par l'eau qu'il ne subsiste que les deux cuticules ; les solutions d'acide lactique permettent seules l'étude histologique, toujours extrêmement difficile sur les échantillons secs de ces espèces à parois gélifiées.

Oxalate de calcium moins abondant que dans les sections précédentes ; cependant, à la lumière polarisée, on distingue de fins cristaux épars çà et là dans les parenchymes, surtout dans le parenchyme chlorophyllien.

Section V. — *Frigida* Kusnez.

Morph. ext. — Plantes gazonnantes à racine vivace ou annuelle ; tiges couchées ou redressées, avec les feuilles disposées en rosette radicale, à

bord peu ou pas cartilagineux. Fleurs bleues ou blanches; calice indivis, rarement fendu d'un côté; corolle campanulée, infundibuliforme ou hypocratériforme, avec des replis interlobaires symétriques plus ou moins développés, portant d'ordinaire sur le côté une dent en forme de vrille. Style nul ou allongé avec un stigmate révoluté ou creusé en coupe.

Capsule longuement stipitée, car elle s'allonge considérablement à la maturité du fruit. Graines arrondies ou allongées à tégument muni d'épaississements réguliers en réseau. On peut faire dans cette section plusieurs divisions contenant des espèces de passage, avec les sections *Pneumonanthe*, *Chondrophylla*, *Cyclostigma*.

HAB. — 25 espèces des hautes régions de la Chine et de l'Himalaya. Quelques espèces se rencontrent aussi dans l'Asie et l'Europe centrales, et dans le nord de l'Amérique.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *G. algida* Pall., *G. ternifolia* Franch., *G. hexaphylla* Maxim., *G. melandrifolia* Franch., *G. microdonta* Franch., *G. cephalantha* Franch., *G. sikkimensis* Clarke, *G. glauca* Pall., *G. picta* Franch., *G. yunnanensis* Franch., *G. lineolata* Franch.

MORPH. INT. — *Racine.* — Écorce caduque limitée d'ordinaire par l'endoderme persistant formé de cellules allongées à parois épaissies, et divisées par des cloisons radiales et tangentielles nombreuses (*G. ternifolia*, fig. 2. Pl. II). Péricycle et liber plus ou moins développés et collenchymateux. Bois assez parenchymateux, parfois (*G. sikkimensis*) entièrement lignifié, mais sans tubes criblés inclus. La moelle se prolonge assez loin dans la racine terminale et possède des fascicules criblés.

Tige. — Généralement arrondie, sans ailes, présentant simplement parfois quelques arêtes longitudinales petites, visibles surtout sur les pédoncules floraux (*G. lineolata*, *microdonta*, etc.). Épiderme persistant à cuticule épaisse striée, munie de papilles courtes ou assez développées (*G. ternifolia*) et donnant une apparence scabre à la tige.

Liber très mince, réduit aux quelques amas criblés adossés à l'endoderme; dans les tiges les plus grosses et chez certaines espèces (*G. glauca*, *melandrifolia*, etc.), la bande libérienne est assez épaisse. Bois toujours compact, à éléments scléreux ponctués; les trachées primaires se détachent du cylindre lignifié, et sont plongées dans un parenchyme mou qui se confond avec la partie périphérique de la moelle, dans laquelle sont espacées les îlots criblés.

Feuille dont les nervures principales sont généralement proéminentes à la face inférieure, et forment parfois des carènes ailées (*G. cephalantha*). Épiderme à cuticule épaisse, striée ; beaucoup de cellules portent une éminence cylindrique ou conique, véritable papille creuse, ridée, moins élevée que dans l'épiderme de la tige, mais en nombre beaucoup plus grand, surtout sur les bords du limbe foliaire. Les stomates n'existent guère qu'à la face inférieure. Mésophylle très lacuneux à peu près homogène, dont les cellules supérieures sont simplement un peu allongées et plus serrées.

Oxalate de calcium toujours en fins cristaux épars; il est assez abondant (*G. sikkimensis*, *cephalantha*, *ternifolia*, etc.), ou bien rare (*G. algida*, *picta*, *lineolata*, etc.) ; il existe surtout dans le parenchyme chlorophyllien de la feuille, sous forme de sable cristallin en grains isolés.

Section VI. — *Aptera* Kusnez.

Syn. — *Cyane* Griseb. pp., *Pneumonanthe* Neck. pp., *Tretorrhiza* Ren. pp., *Cruciata* Gand. pp.

Morph. ext. — Plantes vivaces avec un rhizome recouvert de filaments, derniers vestiges des faisceaux des feuilles radicales des années précédentes. Tiges souvent couchées puis redressées. Feuilles en faisceau radical, lancéolées linéaires, à bord non cartilagineux ; belles fleurs blanches ou bleues. Calice à tube ordinairement indivis ; corolle campanulée infundibuliforme ou hypocratériforme avec des replis interlobaires dont les deux parties sont égales (symétriques) et bifides. Stigmate enroulé en arrière, parfois sessile sur la capsule courtement stipitée ou elle-même sessile. Graines lisses, elliptiques.

Hab. — 17 espèces de l'Asie centrale, quelques-unes de la Sibérie et de l'Europe.

Espèces étudiées. — *G. cruciata* L., *G. thibetica* King., *G. straminea* Maxim., *G. Walujewi* Rgl., *G. biflora* Rgl. (1).

Morph. int. — **G. cruciata** L. (*Hippion cruciata* Schm., *Ericoila cruciata* Ren.). — *Racine*. — Les racines latérales sont limitées par l'endoderme dont les cellules possèdent 18-20 cloisons secondaires ; le péricycle et le liber assez épais sont un peu collenchymateux ; le bois est parenchymateux sans

(1) Toutes ces espèces nous ont été expédiées, à l'état frais, du Jardin botanique de Saint-Pétersbourg.

tubes criblés avec larges vaisseaux. Dans la racine terminale, l'endoderme est souvent exfolié par subérification successive, avec ou sans cloisonnements tangentiels, des cellules du péricycle. Dans la souche, l'anneau libéroligneux est disjoint par de larges bandes parenchymateuses.

Tige. — Épiderme à cuticule peu ridée; parenchyme cortical homogène, avec quelques cellules à contenu mucilagineux, et renfermant de nombreux et fins petits prismes aciculaires d'*oxalate de calcium*; les mêmes cellules se rencontrent dans la moelle. Endoderme souvent subérifié surtout à la base de la tige. Liber assez épais avec quelques assises secondaires; l'accroissement secondaire se fait ici à peu près à la façon ordinaire. Bois très compact à éléments scléreux aréolés. Moelle avec fascicules criblés, nombreux dans toute son étendue, protégés parfois par de grosses cellules scléreuses un peu allongées; la partie centrale de la moelle se résorbe après la floraison.

Feuille. — Épiderme supérieur avec de rares stomates, mais nombreux à la face inférieure et arrondis. Mésophylle bifacial, composé de deux assises palissadiques, dont la première est surtout nettement différenciée; le reste du mésophylle, formé de cellules rameuses, est par conséquent spongieux. Le système fasciculaire des grosses nervures est disposé en un arc dont les pointes se séparent parfois, pour donner de petits faisceaux isolés.

Ovaire sans mamelons placentaires; les ovules anatropes horizontaux, unitégumentés, sont attachés par un funicule court directement à la paroi.

Oxalate de calcium, réparti en paquets de fins prismes aciculaires contenus dans des cellules à mucilage, ou bien en cristaux courts, prismatiques, épars dans les cellules.

Autres espèces. — *Tige.* — Parenchyme cortical à méats petits (*G. thibetica*) ou à larges lacunes irrégulières, plus ou moins écrasé (*G. Walujewii*, *straminea*); l'on y trouve rarement des cellules à mucilage oxalifères. Le liber est bien développé; le bois est surtout formé d'éléments

sclérenchymateux très allongés, ponctués. Fascicules criblés surnuméraires, nombreux et volumineux à la périphérie de la moelle, plus petits et assez rares au centre.

Feuille. — Épiderme à cuticule épaisse, non papilleux avec des stomates très rares à la face supérieure. Parenchyme palissadique, composé soit d'une assise de longues cellules rectangulaires occupant environ la moitié de l'épaisseur du limbe (*G. straminea*) ou un tiers seulement (*G. Walujewii*), soit de deux assises, l'extérieure à cellules très allongées, la seconde à éléments un peu rectangulaires presque isodiamétriques (*G. thibetica*). Le reste du mésophylle à cellules rameuses est très spongieux. Les stomates, dispersés à la surface de l'épiderme inférieur ondulé, sont entourés toujours de trois, rarement de quatre cellules à peu près égales ; généralement ils sont situés au niveau de la cuticule ; quelquefois ils sont un peu proéminents (*G. straminea*). Les nervures sont très développées, possédant un arc vasculaire unique, dont les pointes se disjoignent parfois, et muni d'un épais péridesme avec tubes criblés.

Ovaire dont les ovules sont attachés tout autour de la paroi sans mamelons placentaires.

Oxalate de calcium, quelquefois en paquets de prismes aciculés contenus dans des cellules mucilagineuses, le plus souvent en prismes courts, très petits, épars dans les parenchymes et le tissu chlorophyllien de la feuille.

Section VII. — *Isomeria* Kusnez.

Morph ext. — Petites plantes formant généralement un gazon annuel ou vivace. Tige très courte, couchée puis redressée, parfois sans rosette de feuilles radicales. Le bord du limbe est aussi quelquefois un peu cartilagineux. Fleurs bleues ou purpurines, à tube du calice indivis et corolle campanulée ou infundibuliforme avec des replis interlobaires bien développés et symétriques. Style variable à stigmate révoluté. Capsule plus ou moins stipitée avec des graines elliptiques, lisses, non ailées. D'après Kuznezow, cette section est intermédiaire entre *Frigida* dont elle se rapproche par la corolle et la capsule et *Chondrophylla* par la forme des replis.

Hab. — 5 espèces de l'Himalaya.

Espèce étudiée. — *G. Delavayi* Franch.

Morph. int. — *Racine* latérale à bois très compact non

parenchymateux, avec un liber assez épais et un péricycle collenchymateux à cellules aplaties ; l'endoderme a des cellules épaissies qui montrent 15-18 cloisons radiales secondaires. Le pivot de la racine présente comme toujours un cylindre central disjoint si la coupe passe dans la souche aux environs du collet, et contient une assez grande quantité d'*oxalate de calcium*.

Tige un peu quadrangulaire avec épiderme à papilles cylindro-coniques d'une hauteur égale environ à l'épaisseur de la cellule. Liber réduit et bois extrêmement serré. Le tissu conducteur surnuméraire est très développé, représenté par des fascicules criblés et même des fascicules cribro-vasculaires vers le centre de la moelle. Les trachées primaires du bois normal sont isolées à la partie interne de la bande ligneuse, et plongées dans le parenchyme mou périmédullaire.

Feuille. — Mésophylle lacuneux, bifacial, avec 2-3 assises de parenchyme chlorophyllien palissadique; bord du limbe non cartilagineux, mais dont les cellules sont munies d'une papille très bien développée.

Oxalate de calcium formé de sable cristallin en grains isolés dans les parenchymes.

Section VIII. — *Chondrophylla* Bg.

Syn. — *Ericala* Ren. pp., *Hippion* Schm. pp., *Eurythalia* Gr.

Morph. ext. — Plantes formant un gazon annuel ou vivace; feuilles radicales en rosette, avec le limbe franchement cartilagineux sur le bord ; fleurs blanches, bleues, violacées, etc., à calice dont le tube est indivis; corolle infundibuliforme ou hypocratériforme n'ayant que très rarement des franges à la gorge; les replis interlobaires sont bien apparents et symétriques. Style variable à stigmate allongé, révoluté. Capsule ovale-oblongue, arrondie au sommet, atténuée à la base en pédoncule qui s'allonge fréquemment à la maturité. Graines oblongues, lisses, non ailées.

Hab. — 54 espèces environ, originaires de l'Asie, l'Europe et l'Amérique. Elles sont très affines, peu faciles à déterminer ; la plupart nous viennent de l'Himalaya et des hautes montagnes des provinces du sud-ouest de la Chine (Yunnan, Su-Tchuen, etc.).

Espèces étudiées. — *G. pyrenaica* L., *G. nipponica* Maxim., *C. Thunbergii* Griseb., *G. linoides* Franch., *G. rubicunda* Franch., *G. recurvata* Clarke, *G. quadrifaria* Blume, *G. papillosa* Franch., *G. albescens* Franch., *G. fastigiata* Franch., *G. decemfida* Hamilt., *G. squarrosa* Ledeb., *G. alsinoides* Franch., *G. bella* Franch., *G. myrioclada* Franch.

Morph. int. — **G. pyrenaica.** — *Racine.* — Écorce caduque avec un endoderme persistant longtemps, à cellules épaissies, munies de nombreuses divisions radiales de deuxième et troisième formation (fig. 1, Pl. II); péricycle collenchymateux; liber peu épais; bois parenchymateux avec d'assez nombreux vaisseaux.

Tige. — Épiderme à cuticule mince, à peu près lisse; parenchyme cortical lacuneux, à cellules aplaties dont les parois ont subi une différenciation plus ou moins cornée, ce qui paraît être ordinairement la conséquence d'une subérification rapide de l'endoderme. Ce dernier, surtout vers la base de la tige, possède des parois très épaisses et parfois 1-2 cloisons secondaires; liber assez développé, formant une bande continue très nette. Le bois est peu épais, à éléments larges avec des trachées isolées dans un parenchyme mou périmédullaire, qui contient aussi de nombreux et petits fascicules criblés. La moelle centrale à larges cellules arrondies se résorbe après la floraison.

Feuille. — Épiderme supérieur à cellules largement ondulées de 30-35 μ d'épaisseur, dont 12-15 μ pour la cuticule. La paroi interne de l'épiderme et la paroi externe des cellules du tissu chlorophyllien se gélifient et s'écartent l'une de l'autre, séparées ainsi par une petite bande mucilagineuse plus ou moins épaisse (fig. 3, Pl. III). Mésophylle à peu près homogène, très méatique. Stomates à ostiole étroite, généralement entourés de quatre cellules.

Oxalate de calcium en grains cristallins peu nombreux, épars dans les parenchymes.

Autres espèces. — *Racine.* — Écorce caduque avec cellules endodermiques présentant de 10-20 cloisons secondaires. Péricycle prosenchymateux, ainsi que le liber qui présente çà et là de fins tubes criblés à parois minces, inclus dans les cellules épaissies du parenchyme libérien. Bois avec larges vaisseaux, et beaucoup de parenchyme sans tubes criblés.

Tige. — Elle est généralement de section un peu ellipsoïde,

rectangulaire à cause de la disposition des côtes longitudinales ordinairement au nombre de 6, rapprochées par 3 aux extrémités d'un même diamètre. Ces côtes, parfois très développées (*G. recurvata*, etc.), le sont très peu chez d'autres espèces (*G. rubicunda*, *albescens*, etc.) ; elles sont parfois aliformes sur les pédoncules floraux, et il peut exister, dans le grand intervalle laissé par ces deux amas de trois arêtes, une ou plusieurs très petites côtes longitudinales (*G. nipponica*). Épiderme à cuticule épaisse striée, soulevée en papilles fréquemment très développées (fig. 6, Pl. II ; fig. 10, 11, 12, 13, Pl. IV). Écorce toujours très lacuneuse ; les parois des cellules se gonflent, subissent une différenciation cornée ou cartilagineuse (fig. 6, Pl. II) ; le tissu s'aplatit et les cellules ne contiennent souvent ni protoplasme ni noyau. Dans toutes ces espèces, l'endoderme est toujours franchement subérifié.

Vers la base de la tige, souvent les méristèles qui se sont détachées du cylindre central courent longtemps dans le parenchyme cortical avant de se rendre aux feuilles (*G. bella*, *albescens*, etc.). Le liber est relativement bien développé, mais très bien réduit dans les pédoncules floraux ; le bois compact, sans rayons médullaires, est moins fibreux que dans les sections précédentes. Les éléments du sclérenchyme ligneux sont larges et ponctués ; les trachées, entourées d'un parenchyme mou, sont voisines des fascicules criblés toujours situés dans la portion périphérique de la moelle, car la partie centrale se résorbe à la floraison.

Feuille. — Une bonne étude histologique de la feuille est impossible sur des échantillons d'herbier ; la partie du limbe non cartilagineuse est extrêmement lacuneuse et les réactifs sont insuffisants pour faire reprendre aux tissus une forme se rapprochant de leur structure normale. Les parois des cellules ont subi une sorte de gélification, et, par le séjour dans l'eau, les feuilles desséchées se gonflent tellement qu'on ne retrouve plus, sous le microscope, que les cuticules des deux épidermes avec quelques vaisseaux épars dans une

masse mucilagineuse. Certains échantillons frais nous ont permis cependant de nous faire une idée générale de la structure des feuilles de cette section. L'épiderme est formé de cellules ondulées, striées, soulevées en papilles, grosses, courtes (*G. nipponica*, *rubicunda*, *squarrosa*, etc.), ou cylindro-coniques et très élevées (*G. papillosa*, *albescens*, *fastigiata*, *alsinoides*, etc.) (Voy. fig. 8-15, Pl. IV ; fig. 6, Pl. III).

Le mésophylle paraît toujours à peu près homogène, les cellules constituant le parenchyme chlorophyllien étant un peu plus serrées et elliptiques. La particularité la plus caractéristique de cette section est la transformation cornée des cellules des bords du limbe. Cette bande cartilagineuse, translucide, est parfois très faible (*G. nipponica*, *decemfida*, etc.), ou assez apparente (*G. fastigiata*); elle peut encore se montrer sous forme d'une lame de plusieurs millimètres, bordant toute la feuille, très épaisse (*G. quadrifaria*, fig. 5, Pl. III), ou réduite aux deux épidermes (*G. albescens*, fig. 6, Pl. IV). Cette production est aussi très bien développée chez beaucoup d'autres espèces (*G. papillosa*, *alsinoides*, *rubicunda*, *Thunbergii*, etc.).

Oxalate de calcium. — Se rencontre en quantité variable dans toutes les espèces, et toujours sous la forme de fin sable cristallin, soit en grains épars visibles seulement à la lumière polarisée, soit réuni en amas dans de véritables cellules spéciales rappelant celles de certaines Solanées.

Section IX. — *Thylacites* Ren.

Syn. — *Megalanthe* Gaud.

Morph. ext. — Plante vivace gazonnante, à tige ou hampe florale nulle ou très courte. Feuilles radicales en rosette. Fleurs d'un beau bleu à tube du calice indivis, à corolle infundibuliforme ou campanulée avec des replis interlobaires très grands et asymétriques. Étamines dont les anthères sont accolées intimement en un tube. Stigmate élargi, plus ou moins creusé en forme d'entonnoir. Capsule courtement stipitée, avec des graines rugueuses oblongues.

Hab. — 1 espèce de Linné : *G. acaulis* L. répandue dans toute la zone alpine européenne.

Nota. — Cette dénomination de G. acaulis *est aujourd'hui abandonnée avec juste raison par les botanistes, car on a désigné sous ce nom, des plantes tout à fait différentes; la question nous paraît avoir été mise au point, d'une façon*

incontestable, par Saint-Lager (1). *On peut facilement déterminer aujourd'hui par la morphologie externe, 4 espèces :* G. excisa *Presl.*, G. angustifolia, G. Clusii *Perr. et Song.*, G. alpina *Vill.*

Nous pensons que G. angustifolia *n'est qu'une variété de* G. excisa, *avec des feuilles elliptiques lancéolées, et une corolle qui jaunit toujours par la dessication, tandis que celle de* G. excisa *conserve sa superbe couleur bleue. Le* G. alpina, *bien délimité par sa zone d'extension géographique, nous paraît avoir acquis de nos jours des caractères suffisamment fixés pour être transmis constamment par l'hérédité et constituer par conséquent des caractères taxinomiques d'espèce.*

De même pour le G. coriacea *St-Lag.* (G. Clusii *Perr. et Song.*) *dont la feuille est tout à fait caractéristique.*

L'histologie ne donne guère, pour ces espèces, évidemment fixées depuis un temps relativement peu éloigné, des caractères bien nets ; cependant, nous pensons qu'après avoir réuni et comparé entre eux un grand nombre d'échantillons, de provenances les plus diverses, il sera peut-être possible de tirer quelques caractères microscopiques qui aideront à la différenciation de ces espèces ou sous-espèces, dont la souche ancestrale est évidemment commune.

MORPH. INT. — **G. excisa** Presl. (*G. acaulis* α L. ; *G. acaulis* α *latifolia*, Gr. et God ; *G. acaulis*, A. Kerner ; *G. acaulis* v. *mollis*, Neilr. ; *G. acaulis* β *vulgaris* Reichenb. ; *G. Kochiana*, Perr. et Song.).

Racine. — Faisceau primaire diarche ; endoderme à larges cellules ; écorce à 4-5 assises de grandes cellules arrondies, les extérieures un peu subérifiées. Plus tard, l'écorce primaire disparaît, l'endoderme cloisonne ses cellules radialement, le péricycle se multiplie et devient collenchymateux ; le liber secondaire se développe ainsi que le bois qui se lignifie presque totalement.

Tige. — La tige est une simple hampe florale avec quelques petites feuilles opposées. Épiderme à cuticule assez épaisse, lisse ; écorce surtout lacuneuse dans la zone externe, avec un collenchyme sous-épidermique de 2-3 assises. Le liber est réduit à une lame de faible épaisseur contenant des amas de fins tubes criblés (3-5 μ de diamètre). Bois très scléreux sans rayons médullaires ; les tubes criblés de la moelle sont surtout périphériques, mais pénètrent parfois assez profondément vers la partie centrale.

Feuille. — Épiderme supérieur dont les cellules sont par-

(1) Saint-Lager, *Les Gentianelles du groupe « Grandiflora »*. Lyon, 1896.

fois de grandeur très inégale, 26-35 μ; le parenchyme chlorophyllien est formé de cellules presque isodiamétriques (4-6 assises dans les feuilles radicales, 3-4 dans les petites feuilles caulinaires), assez serrées, occupant moitié de l'épaisseur totale du limbe; le reste du mésophylle est très lacuneux; les stomates, entourés de 3 cellules, mesurent de 40 à 30 μ environ, et sont situés au niveau des deux épidermes ondulés.

L'examen histologique d'un échantillon, acclimaté depuis trois années, dans les jardins de l'École supérieure de pharmacie, ne nous a donné aucune modification sensible de la feuille, si ce n'est une condensation plus grande des cellules du parenchyme chlorophyllien.

Ovaire à placentas peu proéminents ; les ovules sont attachés de chaque côté de la ligne de suture des carpelles.

G. angustifolia. — Cette espèce présente à peu près les mêmes caractères histologiques que *G. excisa* Pr. Comme nous l'avons dit précédemment, une étude approfondie d'échantillons nombreux de provenances diverses est encore nécessaire pour faire ressortir les petites variations anatomiques qui séparent ces deux espèces.

G. alpina. — *G. excisa* β *minor* Koch. ; *G. excisa* v. *alpina* Nyman. ; *G. acaulis* v. *parvifolia* Gr. et Godron ; *G. acaulis* v. *alpina* Grisebach.

Racine. — Elle présente un péricycle sensiblement plus épais et plus lacuneux que dans les espèces précédentes.

Tige tout à fait analogue à celle de *G. excisa.*

Feuille dont les cellules épidermiques mesurent de 30 à 45 μ ; dans les feuilles caulinaires, les cellules du parenchyme chlorophyllien sont un peu plus quadrangulaires.

G. coriacea St-Lag. (*G. Clusii* Perr. et Song ; *G. acaulis* β L. ; *G. acaulis* v. *angustifolia* Griseb ; *G. acaulis* v. *media* Gr. et Godr. ; *G. acaulis* v. *vulgaris* Neilr. ; *G. acaulis* Presl. ; *G. grandiflora* Lam. ; *G. angustifolia* Reichb. ; *G. firma* A. Kerner, etc.).

Racine ne différant guère de *G. excisa* que par un nombre moindre de cloisons radiales secondaires de l'endoderme (2-8).

Tige dont le bois est sensiblement plus épais ; parenchyme cortical aplati, extrêmement lacuneux.

Feuille caractérisée nettement par des cellules épidermiques supérieures de 40-50 μ, présentant fréquemment de petites proéminences de 8-10 μ, bien développées surtout vers les bords du limbe des feuilles caulinaires. Parenchyme chlorophyllien à 3-4 assises et mésophylle très lacuneux ; les stomates entourés généralement de quatre cellules, dont deux franchement plus petites, sont de dimension beaucoup moindre que chez le *G. excisa* ; ils mesurent environ de 25-28 μ.

Oxalate de calcium en petits prismes aiguillés, épars dans le mésophylle, et en courts et rares cristaux prismatiques dans l'épiderme et les divers parenchymes.

Section X. — *Cyclostigma* Griseb.

Syn. — *Thyrophora* Neck., *Calathiana* Bg. pp., etc.

Morph. ext. — Plantes annuelles ou vivaces, gazonnantes, avec des hampes florales plus ou moins développées. Fleurs bleues, petites, à corolle souvent hypocratériforme, avec des replis interlobaires asymétriques, fréquemment bifides. Anthères dressées, libres. Capsule sessile ou brièvement stipitée avec un style distinct surmonté d'un stigmate infundibuliforme, à bords frangés. Graines oblongues, à tégument réticulé, non ailées, sauf *G. imbricata* Fröl.

Hab. — 6 espèces environ, originaires des hautes montagnes de l'Europe et de l'Asie et des régions arctiques de l'Europe et de l'Amérique du Nord.

Espèces étudiées. — *G. verna* L., *G. nivalis* L., *G. bavarica* L., *G. utriculosa* L.

Morph. int. — **G. verna** (*G. utriculosa* Wahlenb. non L. ; *G. bavarica* Pall. non L. ; *G. uniflora* Georg. ; *G. æstiva* Rœm et Schult. : *G. discolor* Hoffms. ; *G. pumila* Vill. non Jacq. ; *Hippion æstivum* Schmidt ; *Ericala æstiva* Don.

Racine vivace ; cellules endodermiques à 6-8 cloisons ; structure générale semblable à celle des espèces des sections voisines.

Tige avec six petites côtes longitudinales, dont quatre opposées deux à deux ; épiderme à cuticule plissée ; écorce très lacuneuse ; liber réduit aux amas de tubes criblés primaires séparés par quelques cellules de parenchyme libérien. Bois

très compact, scléreux, pauvre en vaisseaux ; l'accroissement est rapide et se fait de très bonne heure, l'activité de multiplication secondaire étant maxima au contact des premières trachées. Quand les cellules issues de ce fonctionnement centripète, ont atteint le nombre définitif nécessaire à la plante, la lignification se fait presque d'un bloc. La portion périphérique de la moelle est sclérifiée et contient des amas de tubes criblés.

Feuille. — Épiderme supérieur à grandes cellules de 50-60 μ ; mésophylle peu lacuneux, à peu près homogène, le parenchyme chlorophyllien est formé de trois à quatre rangées de cellules isodiamétriques sensiblement arrondies, occupant environ la moitié de l'épaisseur totale du limbe ; dans la variété *G. angulosa*, le parenchyme chlorophyllien, moins épais, n'a que deux assises qui forment un tiers de l'épaisseur totale du limbe. Stomates gros, arrondis, de 50-55 μ.

Ovaire à quatre mamelons placentaires peu proéminents.

G. bavarica. — *Tige.* — Épiderme à cuticule un peu ridée; parenchyme cortical extrêmement lacuneux, liber réduit. Bois issu d'un méristème secondaire dont les cloisonnements se font dans toute l'épaisseur du tissu compris entre les trachées et les îlots libériens normaux. On trouve, autour de la moelle, de nombreux petits îlots de tubes criblés; plus profondément, autour de la lacune centrale, il n'est pas rare de voir ces fascicules criblés se compléter par la différenciation sur place de quelques éléments ligneux.

Feuille. — Cellules épidermiques supérieures de 40-45 μ ; mésophylle à peu près homogène, très lacuneux vers la face inférieure ; stomates de 35-40 μ sur 28-30 μ.

Ovaire sans mamelons placentaires différenciés ; ovules attachés sur la paroi.

Graine à embryon droit assez volumineux.

Dans la variété *G. brachyphylla*, la tige ne possède pas de faisceaux cribro-vasculaires dans la moelle ; la feuille diffère un peu par les cellules épidermiques plus grandes, de 50-55 μ,

le mésophylle plus serré, les stomates plus arrondis, entourés généralement de quatre cellules.

G. nivalis. — *Racine* à bois très compact, avec cellules endodermiques primitives très grandes, présentant 10-15 cloisons secondaires.

Tige avec quatre arêtes ailées; parenchyme cortical très lacuneux; liber réduit; bois très dense avec nombreux fascicules criblés dans la moelle.

Feuille. — Épiderme à cellules de 25-30 μ, dont la cuticule épaisse, mamelonnée, est très ridée; mésophylle homogène un peu plus serré à la face supérieure.

Ovaire sans mamelons placentaires, les ovules sont attachés sur toute la paroi interne.

G. utriculosa. — *Racine* à bois peu parenchymateux; endoderme à 8-10 cloisons.

Tige. — Quelques amas criblés secondaires prennent naissance dans les cellules externes du méristème qui ne se lignifient pas. Ce fait se présente assez fréquemment et montre comment les tissus provenant du fonctionnement de ce méristème peuvent se différencier, suivant les besoins de la plante, en tubes criblés ou en éléments ligneux. Cette tige ressemble beaucoup anatomiquement à celle de *G. bavarica*.

Feuille. — Épiderme à cellules de grandeur extraordinairement variable, 35-60 μ. Mésophylle bifacial avec 2-5 assises de cellules franchement palissadiques formant moitié de l'épaisseur totale du limbe. Stomates arrondis un peu enfoncés entourés de trois cellules (fig. 7, Pl. IV).

Caractères anatomiques généraux. — *Racine* limitée généralement par un endoderme à longues cellules avec de nombreuses cloisons radiales; bois compact, un peu parenchymateux vers le centre.

Tige avec des côtes longitudinales plus ou moins développées, à écorce lacuneuse; liber peu épais; bois dont l'accroissement est très rapide. Fascicules criblés surtout périmédullaires; quelquefois (*G. bavarica*), il existe quelques fascicules conducteurs complets.

Feuille. — Épiderme ondulé avec de larges stomates entourés de trois cellules, et un parenchyme chlorophyllien assez développé, à cellules presque isodiamétriques; le mésophylle inférieur est très méatique.

Ovaire à placentas très peu développés; les ovules paraissent fréquemment, comme dans la section précédente, attachés tout autour de la paroi et rappellent la disposition de ceux des *Sweertia.*

Oxalate de calcium peu abondant.

Sous-genre II. — **Gentianella** Kusnez.

Caractères morphologiques. — Sépales imbriqués à leur partie inférieure, toujours bien développés et sans membrane intracalycinale, parcourus par 5-7-9 faisceaux libéroligneux parallèles; le tube du calice est toujours régulier, jamais fendu d'un côté. La corolle porte 1-2 nectaires à la base de chaque pétale, mais alors ils n'existent pas à la base de l'ovaire; le tube et la gorge de la corolle sont fréquemment frangés. Anthères toujours libres.

Environ 120 espèces, la plupart des hautes régions montagneuses, quelques-unes des plaines de l'Amérique, de l'Asie et de l'Europe.

Section XI. — *Dasystephana* Griseb.

Une espèce : *G. thyrsoidea* Hook. des Andes du Pérou.

Section XII. — *Andicola* Griseb.

Syn. — *Oreophylax* Endl.

Morph. ext. — Plantes vivaces à corolle rotacée ou hypocratériforme; parfois, la partie inférieure du tube de la corolle, entre les filets staminaux, est garnie de franges; souvent la base du filet de l'étamine est munie de poils. Anthères mobiles; style court à stigmate élargi. Capsule sessile; semences non ailées.

Hab. — Au moins 50 espèces dans les Andes et dans la zone tempérée de l'Amérique du Sud et l'Australie.

Espèces étudiées. — *G. rupicola* Kunth., *G. limoselloides* Kunth., *G. cernua* Kunth., *G. saxosa* Forst., *G. primulifolia* Griseb., *G. dilatata* Griseb., *G. cerastioides* Kunth., *G. corymbosa* Kunth., *G. cuspidata* Griseb., *G. multicaulis* Kunth., *G. foliosa* Kunth., *G. nummulariifolia* Griseb., *G. dissitifolia* Griseb., *G. Jamesonii* Hook., *G. diffusa* Kunth.

Morph. int. — **G. saxosa** (1). — *Racine* avec un endoderme, dont les cellules ne présentent qu'un petit nombre

(1) Nous décrirons cette plante comme type de la section, car nous avons reçu d'excellents échantillons du professeur F. v. Mueller.

de cloisons radiales ; le péricycle et le liber sont peu épais, et le cylindre ligneux, relativement très développé, est lignifié dans toute son étendue.

Tige un peu quadrangulaire, à écorce non lacuneuse et liber très étroit réduit à l'épaisseur des paquets de fins tubes criblés primaires. Bois très fibreux, serré, sans rayons médullaires. Nombreux et petits fascicules criblés périmédullaires; la région centrale de la moelle, formée de larges cellules arrondies, se résorbe de bonne heure.

Feuille. — Épiderme supérieur sans stomates, à cuticule épaisse un peu striée; mésophylle homogène, lacuneux, un peu plus serré à la face supérieure. Stomates nombreux à la face inférieure, un peu proéminents, entourés de trois cellules.

Ovaire avec deux gros mamelons placentaires portant une grande quantité d'ovules semi-anatropes horizontaux à funicule gros et court, et à micropyle tourné vers l'extérieur.

Oxalate de calcium épars sous forme de petits prismes plus ou moins apparents ; quelquefois l'on rencontre de véritables et très fines macles dans le parenchyme de la tige ou le mésophylle de la feuille.

Autres espèces. — *Racine.* — Structure générale : quelques parois radiales dans les cellules de l'endoderme qui forme la couche la plus externe, parfois même exfoliée. Liber et péricycle relativement minces; bois compact sans tubes criblés inclus.

Tige présentant presque toujours quatre arêtes longitudinales, parfois aussi de véritables ailes disposées symétriquement par paires; dans certaines espèces, il existe encore d'autres petites côtes moins développées (*G. foliosa*, etc.). L'épiderme de la tige est formé de cellules à cuticule épaisse, portant fréquemment au centre une proéminence courte (*G. cuspidata*, *diffusa*, etc.) ou de véritables papilles (*G. dilatata*, *nummulariifolia*, etc.). Parenchyme cortical généralement lacuneux (*G. rupicola*, *Jamesonii*,

dilatata, etc.), ou devenant plus ou moins corné (*G. cerastioides*, *corymbosa*, *multicaulis*, etc.). Les cellules de l'endoderme sont souvent très subérifiées; le péricycle n'a jamais qu'une seule assise de cellules, parfois lignifiées comme les autres cellules voisines; le liber se trouve alors réduit à de petits amas de fins tubes criblés appuyés sur l'endoderme et sur le bois (*G. rupicola*, *cuspidata*, *nummulariifolia*, etc.). Le bois est généralement très compact à éléments fortement lignifiés surtout dans la partie externe, souvent étroits, quelquefois assez larges (*G. limoselloides*, etc.). La moelle dans la partie périphérique est persistante, et contient dans cette région de nombreux et petits îlots criblés.

Feuille. — Épiderme à cuticule épaisse, dont les cellules sont souvent soulevées en leur centre en éminences plus ou moins coniques, striées, pouvant devenir de véritables papilles, nombreuses au voisinage du bord du limbe (*G. dissitifolia*, *Jamesonii*, *dilatata*, etc.). Mésophylle assez homogène, très lacuneux à la partie inférieure; des cellules un peu ovoïdes plus serrées constituent à la face supérieure un parenchyme chlorophyllien assez important, parfois bien différencié (*G. multicaulis*, *diffusa*, etc.). Stomates rares ou nuls à la face supérieure, abondants à la face inférieure, souvent un peu proéminents et entourés de trois cellules.

Oxalate de calcium répandu en quantité variable, mais toujours faible, dans tous les parenchymes, sous forme de sable cristallin en grains épars. Quelquefois aussi, l'on rencontre un peu d'*amidon*.

Section XIII. — *Imaicola* Griseb.

Une espèce : *G. contorta* Royle, des hautes montagnes du sud de la Chine.

Section XIV. — *Stylophora* Clarke.

Morph. ext. — Corolle largement infundibuliforme, munie de franges à la gorge. Anthères mobiles; style très long; semences non ailées. Tégument réticulé en creux.

Hab. — 1 espèce : *G. stylophora* Clarke, de l'Himalaya et du sud de la Chine.

Morph. int. — *Racine* très parenchymateuse ; le liber est lacuneux, et les vaisseaux sont isolés ou disposés par petits paquets dans la région externe du bois.

Tige. — Écorce lacuneuse ; liber peu épais ; bois extrêmement parenchymateux peu vasculaire ; les éléments du sclérenchyme ligneux sont en général assez larges 8-15 μ, d'une longueur de 350-400 μ et ponctués.

La partie périphérique de la moelle est aussi sclérifiée et contient des amas criblés à l'intérieur desquels on peut rencontrer de longs éléments lignifiés et ponctués ; ces derniers nous paraissent avoir un rôle conducteur analogue à celui du sclérenchyme ligneux, et les fascicules criblés deviendraient dans ce cas de véritables fascicules cribro-vasculaires.

Oxalate de calcium très rare.

Section XV. — *Megacodon.*

Morph. ext. — Corolle campanulée sans franges à la gorge. Style court à stigmate très large. Capsule sessile.

Hab. — 1 espèce : *G. venosa* Hemsl., de la Chine.

Morph. int. — *Tige* très sillonnée extérieurement, mais sans arêtes régulières, du moins sur les grosses tiges ; écorce lacuneuse à endoderme très net ; liber et bois analogues au précédent. La partie périphérique de la moelle adjacente au bois est scléreuse, et les fascicules criblés sont situés dans une bande parenchymateuse qui vient ensuite. Celle-ci est elle-même protégée par un nouvel anneau de cellules médullaires épaissies, et limitant la cavité centrale laissée par la partie de la moelle résorbée.

Oxalate de calcium en prismes isolés, ou en petites macles très nettes.

Section XVI. — *Amarella* Griseb.

Syn. — *Anthopogon* Neck, *Endotricha* Frol., *Chionanthe* et *Amarella* Gaud., *Eupsanthe*, *Eurythalia* pp., *Dasystephana* Ren. pp.]

Morph. ext. — Plantes annuelles, corolle hypocratériforme, avec des franges à la gorge. Anthères mobiles, stigmate et capsule sessiles. Graines non ailées.

Hab. — Plus de 40 espèces dans la zone tempérée et arctique et les régions montagneuses de l'hémisphère Nord; 2 seulement croissent dans l'Amérique du Sud.

Nota. — Cette section est composée de plantes extrêmement affines, présentant une variété de formes très considérable. Dans une étude récente, M. de Wettstein (1), *reprend tous les travaux de classification concernant les espèces européennes de cette section ; il dégage les synonymies nombreuses qui rendaient l'étude de ce groupe absolument impraticable, et donne les diagnoses des espèces ou sous-espèces qu'il croit devoir conserver. Son remarquable travail de systématique n'est pas seulement basé sur les caractères tirés de la morphologie extérieure, mais encore sur le développement, l'étendue et la disposition des aires d'extension géographique de chaque groupe de plantes ayant des caractères morphologiques absolument analogues* (2). *Les espèces européennes sont ramenées par lui à 6 groupes ou espèces morphologiques ancestrales :* G. crispata *Vis.*, G. campestris, *sensu ampl.*, G. Neapolitana *Fröl.*, G. polymorpha *Wettst.*, G. caucasea *Curt.*, G. amarella *sensu ampl.*

Évidemment, les théories scientifiques qui ont amené M. de Wettstein à ces conclusions sont très séduisantes, mais les résultats provenant de leur application ne constitueront jamais la base d'un système de classification ; seulement, dans beaucoup de cas, ils pourront donner de précieux renseignements pour l'établissement de la phylogénie d'un groupe de plantes polymorphes, ou composé d'espèces très affines.

Un travail de morphologie interne comparée, concernant cette section de Gentianes fournirait peut-être aussi d'excellents renseignements au botaniste classificateur. Nous avons commencé nos recherches dans ce sens, mais nous avons acquis la conviction que, pour les mener à bien, il fallait s'entourer d'un nombre considérable de précautions et continuer ses observations pendant de nombreuses années. Les différences anatomiques entre ces espèces si voisines sont à peine apparentes, et on ne peut leur donner d'importance taxinomique que si leur constance est absolue. Une pareille étude exige autant que possible des matériaux frais et des échantillons de détermination certaine, récoltés non seulement à divers points de l'aire géographique, mais encore dans des endroits soumis à des conditions physiques différentes. Nous n'avons pas ici l'intention d'aborder ce sujet, mais il nous était impossible de passer sous silence la tentative très intéressante de M. de Wettstein, qui a pour but de faire introduire dans la classification des facteurs autres que ceux que nous offre la simple comparaison des organes extérieurs ; nous nous contentons dans ce qui va suivre d'exposer la constitution anatomique de quelques espèces de ce groupe.

Morph. int. — **G. campestris** L. (3). — *Racine.* — Écorce primaire caduque; quand l'endoderme n'est pas exfolié, ses cellules présentent 10-12 cloisons radiales. Liber

(1) R. v. Wettstein, *Die Arten der Gattung Gentiana aus der Sektion « Endotricha » Fröl.* Wien, 1896.

(2) Voy., à ce propos : E. Perrot, *La méthode morpho-géographique en botanique systématique* (exposé critique des idées théoriques de M. de Wettstein) (Bull. Soc. Bot. Fr., 1898).

(3) Les coupes ont été faites sur des échantillons de diverses provenances : Savoie, Alpes centrales, centre et est de la France, etc.

mince; bois très serré surtout dans sa portion externe, avec quelques amas de parenchyme vers le centre, mais sans tubes criblés.

Tige munie de quatre côtes longitudinales; 1-2 assises de collenchyme sous-épidermique; le reste du parenchyme cortical écrasé se termine par un endoderme à parois latérales fortement subérifiées. Liber généralement peu épais, très réduit dans les pédicelles floraux. Bois très dense, fibreux à l'extérieur; les trachées primaires sont isolées dans un parenchyme mou, se continuant avec la région périphérique de la moelle qui contient aussi de nombreux petits fascicules criblés; la partie centrale de la moelle à larges éléments se résorbe plus tard.

Feuille. — Épiderme supérieur ondulé formé de cellules de 25-30 μ d'épaisseur avec de très rares stomates; mésophylle à peu près homogène à cellules arrondies avec de larges méats; le parenchyme chlorophyllien est un peu plus serré. Les stomates, situés en grand nombre à la surface de l'épiderme inférieur ou bien un peu enfoncés, mesurent 30-40 μ environ. Souvent les cellules épidermiques, vers le bord du limbe, se soulèvent au centre en une très courte proéminence.

Ovaire arrondi avec des mamelons placentaires peu élevés, mais nettement différenciés.

Oxalate de calcium nul dans la feuille, mais sous forme de cristaux petits et très rares dans la moelle de la tige.

G. germanica Willd. (*G. Wettsteinii* Murb.). — *Racine* à liber mieux développé que dans les espèces précédentes; bois plus parenchymateux au centre.

Tige avec quatre côtes longitudinales peu élevées, dont le parenchyme cortical est moins écrasé vers le centre. Liber plus épais, d'autant plus développé que la coupe passe près de la base de la tige. Bois très scléreux, mais les trachées sont disposées dans la portion parenchymateuse périmédullaire, qui contient aussi les amas de tubes criblés. Ceux-ci pénètrent assez profondément jusqu'au contact des grosses

cellules de la moelle centrale, et il n'est pas rare de voir se développer quelques vaisseaux complétant le système conducteur des îlots les plus internes.

Feuille. — Épiderme strié, à cellules ondulées de 25-30 μ d'épaisseur, muni souvent d'une très courte papille, sur les bords du limbe. Mésophylle nettement bifacial; 2-3 assises de cellules allongées constituent le parenchyme chlorophyllien; le mésophylle lacuneux est composé de cellules rameuses.

Oxalate de calcium. — Se rencontre en petits cristaux rares, épars dans les parenchymes et aussi dans le mésophylle de la feuille.

G. tenella Rottb. (*G. glacialis* Thom.). — *Racine* à bois complètement lignifié, sauf quelques cellules du centre.

Tige avec quatre côtes ailées relativement très grandes; écorce à 3-4 assises de cellules arrondies, limitées par un endoderme épaissi; liber extrêmement réduit; bois très compact; de nombreux petits fascicules criblés périmédullaires.

Feuille à cellules épidermiques ondulées de 20-30 μ d'épaisseur, à stomates arrondis de 25-30 μ; mésophylle bifacial; 1-2 assises de cellules palissadiques formant un tiers de l'épaisseur du limbe.

Espèces exotiques (*G. arrecta* Franch., *G. cyananthiflora* Franch., *G. stellariifolia* Franch., *G. acuta* Mich.). La racine de ces espèces ne diffère en rien de celle des plantes précédentes; la tige est toujours munie de quatre côtes longitudinales plus ou moins ailées; le parenchyme cortical est souvent écrasé et l'endoderme, nettement épaissi, est imprégné d'une matière résineuse jaune, qui permet de le distinguer facilement sans le secours des colorations. Le liber, souvent réduit aux petits îlots criblés primaires, forme parfois une bande continue assez épaisse. La feuille présente un épiderme plissé, avec des éminences coniques, courtes, striées, mais sans papilles élevées comme chez certains groupes précédents; mésophylle le plus souvent bifacial.

Oxalate de calcium ordinairement nul ou très rare, parfois assez abondant (*G. arrecta*).

Section XVII. — *Antarctophila* Griseb.

Morph. ext. — Plantes annuelles à corolle rotacée sans franges à la gorge. Anthères mobiles. Capsule et stigmate sessiles. Graines non ailées.

Hab. — Environ 4 espèces des zones tempérées de l'hémisphère Sud.

Espèces étudiées. — *G. patagonica* Griseb., *G. montana* Forst.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce caduque, avec endoderme cloisonné persistant longtemps ; bois presque complètement lignifié.

Tige à quatre côtes longitudinales aliformes ; écorce mince, lacuneuse avec un endoderme très net ; liber extrêmement réduit ; bois très scléreux ; de nombreux fascicules criblés périmédullaires.

Feuille. — Mésophylle à peu près homogène, lacuneux. Épiderme avec stomates aux deux faces, à cellules ondulées, sans proéminences ni papilles.

Oxalate de calcium. — Nul ou très rare.

Section XVIII. — *Arctophila* Griseb.

Morph. ext. — Plantes annuelles à corolle infundibuliforme sans franges à la gorge. Anthères mobiles, capsule non stipitée, stigmate élargi, sessile. Graines non ailées.

Hab. — 10 espèces environ, des régions tempérées et arctiques et aussi des hautes montagnes de l'hémisphère Nord.

Espèces étudiées. — *G. quinqueflora* Lam., *G. propinqua* Richard.

Morph. int. — *Racine* à bois entièrement lignifié avec de gros vaisseaux.

Tige arrondie (*G. quinqueflora*) ou avec quatre arêtes peu élevées (*G. propinqua*) ; parenchyme cortical très lacuneux chez ce dernier. Liber normal très réduit ; bois scléreux et îlots criblés à la périphérie de la moelle.

Feuille. — Épiderme à grandes cellules ridées sans papilles, mésophylle lacuneux à peu près homogène.

Oxalate de calcium. — Nul.

Section XIX. — *Crossopetalum* Fröl.

Syn. — *Gentianella Col.*, *Spiragyne* Neck.

Morph. ext. — Plantes vivaces ou annuelles; corolle infundibuliforme ou hypocratériforme sans franges à la gorge. Le bord des pétales est souvent frangé ou cilié. Anthères généralement mobiles; style variable avec stigmate en forme de couronne. Capsule sessile ou pédonculée. Graines couvertes d'aspérités ou d'écailles aux deux extrémités.

Hab. — Au moins 10 espèces des régions tempérées et arctiques et des hautes montagnes du l'hémisphère Nord.

Espèces étudiées. — *G. ciliata* L., *G. detonsa* Fröl., *G. crinita* Fröl., *G. lanceolata* Griseb.

Morph. int. — **G. ciliata.** — *Racine.* — Écorce lacuneuse caduque; liber assez épais; bois très compact conservant un peu de parenchyme vers le centre, dans le pivot.

Tige (1). — Épiderme à cuticule un peu striée, écorce lacuneuse à endoderme non subérifié, liber extrêmement réduit; bois très sclérifié et fascicules criblés périmédullaires très développés.

Feuille. — Épiderme à cuticule épaisse, ridée, de 6-8 μ. Mésophylle homogène, dont les cellules supérieures un peu plus serrées constituent un parenchyme chlorophyllien épais.

Pollen arrondi de 28 μ environ de diamètre, avec une exine lisse de 4 μ d'épaisseur, laissant voir trois fentes germinatives ayant chacune un pore médian.

Ovaire quadrangulaire quand il est jeune, arrondi plus tard (fig. 19, p. 163). Chaque feuille carpellaire porte deux mamelons placentaires bilobés, d'où 4 placentas portant de nombreux ovules allongés, anatropes à un seul tégument.

Oxalate de calcium très rare.

G. crinita (2). — *Racine.* — Écorce primaire caduque; les cellules extérieures du péricycle se subérifient pour protéger la racine. Liber peu développé; bois avec îlots de parenchyme non lignifié contenant des tubes criblés.

Tige tout à fait analogue au précédent, mais contenant

(1) E. Perrot, *Sur le tissu conducteur surnuméraire* (*loc. cit.*).
(2) Échantillon frais provenant du professeur Farlow (de Cambridge).

d'assez nombreux cristaux fins, simples ou maclés d'*oxalate de calcium*.

Feuille à cuticule épaisse, ridée ; mésophylle absolument

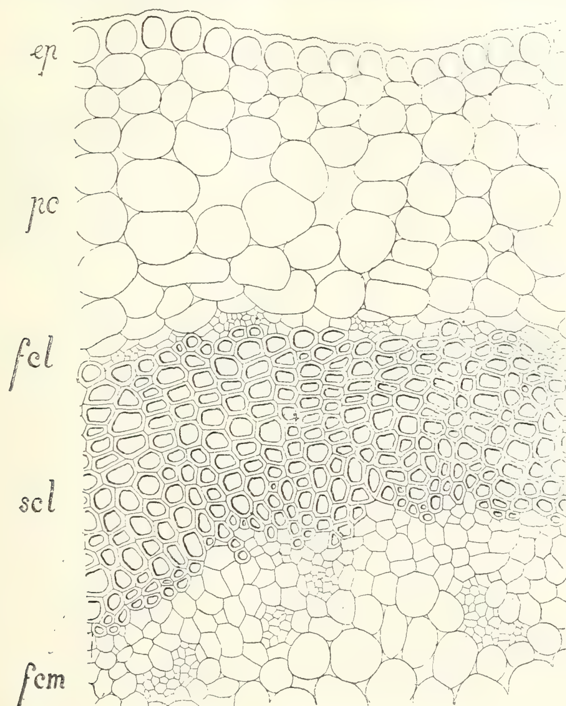


Fig. 25. — Tige adulte de *G. ciliata*. — *ep*, épiderme ; *pc*, écorce ; *fcl*, fascicules criblés du liber ; *scl*, sclérenchyme ligneux ; *fcm*, fascicules criblés médullaires.

homogène, stomates nombreux aux deux faces, entourés de 3-4 cellules.

Sépales et *pétales* à épiderme très papilleux.

Oxalate de calcium assez abondant.

Jaeskhea.

Deux espèces non étudiées.

Ixanthus Gr.

Syn. — *Wildpretina* O. Kze.

Morph. ext. — Plante herbacée droite, visqueuse, à feuilles amplexicaules 3-5-nerviées, avec de nombreuses fleurs jaunes 5-mères, disposées en cymes

bipares, garnies de préfeuilles et de bractées foliacées. Calice petit, campanulé, à divisions allongées et carénées ; corolle presque rotacée à lobes ovales, tordus ; étamines insérées dans le tube, avec des anthères dressées se recourbant en arrière après la déhiscence. Ovaire uniloculaire ; placentas très fortement incurvés, donnant l'apparence biloculaire ; graines petites à tégument réticulé.

Hab. — 1 espèce des Canaries : *I. viscosus* (Ait.) Gr.

Morph. int. — *Tige.* — Cellules épidermiques à cuticule ridée, munies de courtes papilles ; écorce et liber peu épais ; bois très serré, fibreux, contenant, comme les *Chironia*, des petits îlots de tubes criblés disposés en séries concentriques assez régulières. Portion périphérique de la moelle scléreuse, munie néanmoins de fascicules criblés.

Feuille. — Nervures très volumineuses, avec système fasciculaire disjoint. Mésophylle à peu près homogène, lacuneux ; stomates à la face inférieure seulement, entourés de 3 cellules accessoires plus petites.

Oxalate de calcium en petits prismes souvent très nets dans le mésophylle.

Pleurogyne Eschsch.

Syn. — *Lomatogonium* A. Br.

Morph. ext. — Herbes annuelles grêles, souvent très ramifiées. Fleurs peu nombreuses, isolées, 4-5-mères, ou bien très nombreuses et disposées alors en cymes paniculées très serrées. Calice à divisions linéaires souvent inégales, avec 1-3 faibles nervures ; corolle rotacée à préfloraison tordue, dont les lobes sont presque linéaires, acuminés. Nectaires peu apparents ou nuls ; étamines insérées à des hauteurs variables, à filet élargi à la base, et dont les anthères introrses, plus ou moins sagittées, sont fréquemment recourbées en arrière. Ovaire uniloculaire avec des ovules insérés tout autour de la paroi, sans placentas différenciés. Stigmate sessile, se prolongeant à la surface de la capsule, sous forme d'une bandelette, courant le long de la ligne de suture carpellaire (fig. 2).

Hab. — 7 espèces répandues surtout sur les hautes montagnes d'Asie et aussi sur celles de l'Europe et de l'Amérique du Nord.

Espèces étudiées. — *Pl. carinthiaca* (Wulf.) Gr., *Pl. rotata* (L.) Eschsch.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce caduque avec un endoderme dont les cellules possèdent de 4 à 6 cloisons radiales secondaires ; bois compact, lignifié fortement dans toute son étendue.

Tige. — Quatre côtes longitudinales plus ou moins aliformes ;

écorce mince à 2-3 assises de cellules, lacuneuse (*Pl. carinthiaca*) ou non (*Pl. rotata*). Le liber est généralement réduit à de très petits amas de tubes criblés adossés à l'endoderme; le bois est très compact, et les îlots criblés périmédullaires sont petits et rares.

Feuille. — Épiderme à cuticule fortement ridée dont les cellules sont un peu mamelonnées vers l'extérieur. Mésophylle franchement bifacial, avec 2-3 assises de parenchyme chlorophyllien; stomates rares à la face supérieure avec trois cellules accessoires.

Ovaire sans placentas; les ovules sont attachés suivant plusieurs rangées, de chaque côté de la ligne de soudure des carpelles.

Sweertia Linn.

Syn. — *Agathotes* Don, *Ophelia* Don, *Henricea* Lem., *Monobothrium* Hochst., *Sczukinia* Turcz., *Anagallidium* Gr., *Stellera* Turcz., *Rellesta* Turcz., *Frasera* Walt.

Morph. ext. — Plantes herbacées, annuelles ou vivaces, dressées, simples ou ramifiées, avec des feuilles parfois isolées; dans les espèces vivaces, les feuilles inférieures sont pétiolées. Fleurs 4-5-mères presque toujours hermaphrodites, blanches, bleuâtres ou jaunes, en cymes lâches ou serrées ressemblant à des panicules ou à des grappes. Calice à divisions lancéolées, 1-3-nerviées : corolle rotacée à tube très court, garni souvent à l'intérieur de franges ou de poils; lobes de la corolle larges, tordus, recouvrants à droite, et munis à leur base de 1-2 glandes ou fossettes nectarifères bordées par une couronne de poils ou une petite expansion membraneuse (fig. 1, p. 113). Etamines à filet souvent élargi à la base, insérées à des hauteurs variables. Anthères allongées mobiles, plus ou moins sagittées, recourbées en dehors après l'anthèse. Ovaire uniloculaire, portant une petite couronne discoïde à la base; des placentas à peine différenciés. Style variable avec un stigmate capité ou bilobé et, dans ce cas, les lobes sont larges, courts et réfléchis. Capsule bivalve contenant des graines nombreuses, comprimées, ovales ou aplaties, parfois faiblement ailées.

Hab. — 60-70 espèces, répandues sur tous les continents et partagées par Bentham et Hook. en 3 sections.

Section I. — *Ophelia* (Don) Benth. et Hook.

Herbes généralement annuelles, quelquefois des sous-arbrisseaux à tige mince plus ou moins ramifiées. Feuilles à peu près toutes semblables.

Hab. — 30-40 espèces de l'Asie tropicale et subtropicale et de la région Indo-Malaise.

Espèces étudiées. — *S. dilatata* Clarke, *S. Chyrata* Ham., *S. nervosa* Wall. *S. minor* (Gr.) Knobl., *S. chinensis* (Bunge) Franch., *S. Schimperi* Hochst., *S. Petitiana* A. Rich., *S. Quartiniana* A. Rich., *S. pulchella* Don, *S. diluta*

Benth. et Hook., *S. Griffithsii* Clarke, *S. Delavagi* Franch., *S. yunnanensis* Franch., *S. paniculata* Wall.

Morph. int. — *Racine.* — Beaucoup d'espèces ont de très grosses racines souvent un peu mucilagineuses, et remplies de résine jaune. Celle de *S. Chyrata*, par exemple, présente une écorce exfoliée, un liber très parenchymateux, épais, avec des îlots épars de fins tubes criblés rappelant ceux des racines de *Gentiana lutea*, *purpurea*, etc.; le bois, assez lignifié dans sa partie extérieure, est très parenchymateux au centre et renferme de nombreux vaisseaux et des amas isolés de tubes criblés. Il ne se forme pas de périderme externe, les cellules s'exfolient au fur et à mesure et celles qui deviennent extérieures se subérisent successivement. Les espèces à petites racines ont un bois beaucoup plus dense, mais contenant toujours de nombreux vaisseaux, et le plus souvent aussi quelques tubes criblés (*S. nervosa*, *dilatata*, etc.).

Tige. — Elle est souvent arrondie ou un peu quadrangulaire, à arêtes minces, plus apparentes sur les pédoncules floraux. Écorce toujours primaire, mince, lacuneuse, avec un endoderme à plissements très nets. Le liber est souvent réduit à un tel point (*S. Delavayi*, *chinensis*, etc.) que les îlots libériens paraissent inclus dans le cylindre ligneux adossé à l'endoderme qui ne se sclérifie jamais (fig. 2, Pl. VI). Le bois est partagé nettement en deux régions ; l'une extérieure, mécanique, formée d'éléments sclérenchymateux ou fibreux, allongés, plus ou moins ponctués ; l'autre interne, de même fortement lignifiée, mais montrant un assez grand nombre de larges vaisseaux (*S. dilatata*, etc.). La moelle est résorbée au centre, et sa partie périphérique contient de nombreux amas criblés. Ceux-ci constituent avec les trachées voisines, souvent isolées de même dans ce parenchyme, la partie conductrice de la plante (*S. Petitiana*, *diluta*, *Griffithsii*, etc.). Une certaine épaisseur du tissu médullaire qui borde la lacune centrale se sclérifie fréquemment, et il peut arriver que la sclérification s'étende jusqu'au bois (*S. nervosa*).

Feuille. — Épiderme supérieur à cellules volumineuses avec une cuticule striée, soulevée en papilles plus ou moins développées (fig. 9, Pl. VI). Ces papilles peuvent atteindre de très grandes dimensions (*S. Delavayi*) et forment, dans les espèces de la Chine, un revêtement scabre tout à fait caractéristique. Ces plantes font actuellement l'objet des recherches de M. Franchet, qui nous a donné un certain nombre d'échantillons d'espèces nouvelles. L'une d'entre elles, encore indéterminée, montre des papilles à tous les états de développement et possède même de véritables poils, striés fortement, avec ou sans cloisons transversales (fig. 7, 8, 10, 11, Pl. VI). Ces poils sont plus rares sur la tige. Les stomates, peu nombreux à la face supérieure, sont entourés de trois, plus rarement de quatre petites cellules annexes.

Anthère. — Paroi mince dont les cellules sont munies d'épaississements mécaniques.

Ovaire sans mamelons placentaires ; ovules allongés à funicule court et attachés indifféremment sur toute la paroi. Épiderme externe formé de longues cellules prismatiques plus ou moins soulevées en cônes extérieurement, et remplies d'une substance résineuse analogue à celle des *Chlora*.

Oxalate de calcium toujours rare, souvent nul.

SECTION II. — *Eusweertia* C.-B. Clarke.

Herbes vivaces, avec une souche très développée et des feuilles radicales longuement pétiolées. La tige florale est annuelle, parfois épaisse et charnue.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *S. perennis* L., *S. punctata* Baumg., *S. Aucheri* Boiss., *S. connata* F. et M., *S. Hookeri* Clarke, *S. longifolia* Boiss., *S. radiata* (Kell.) O. Kuntze, *S. cuneata* Wall., *S. petiolata* Royle, *S. pumila* Hochst., *S. abyssinica* Hochst., *S. gentianoides* Franch., *S. confertiflora* Franch., *S. atropurpurea* Franch., *S. bimaculata* (Sieb. et Lucc.) Clarke, *S. Kingii* Hook.

MORPH. INT. — **S. perennis.** — *Racine.* — Écorce primaire caduque, avec deux endodermes séparés par un parenchyme à éléments irrégulièrement disposés ; on retrouve facilement dans l'endoderme le plus interne les cellules primitives ; car les parois radiales secondaires sont moins

fortement épaissies que dans l'endoderme extérieur. Liber assez épais, parenchymateux; bois peu développé, plus ou moins entièrement lignifié. Dans le pivot ou dans la souche, il ne reste qu'un seul endoderme. Le cylindre central se disjoint en un certain nombre de faisceaux séparés, dans lesquels le cambium gagne, de proche en proche, vers la moelle (fig. 5, Pl. I), et finit parfois par entourer entièrement le bois, donnant ainsi une sorte de faisceau concentrique. La moelle est d'autant plus développée que la coupe passe près du collet; elle présente de nombreux petits amas de tubes criblés souvent orientés très obliquement.

Tige. — Le développement primaire est conforme à ce que nous avons déjà décrit. Les tubes criblés se différencient tout d'abord à l'extérieur et à l'intérieur de la bande méristématique, puis les trachées apparaissent en même temps que la multiplication secondaire débute et se continue activement pour donner un tissu qui se lignifiera entièrement plus tard et donnera un anneau très compact surtout à la partie externe.

Le liber est toujours mince, formé de quelques assises de cellules parenchymateuses contenant de petits amas de tubes criblés. La plus grande partie de la moelle se résorbe, sauf la partie périphérique qui renferme des îlots criblés bien développés.

Pétiole. — Feuille. — Les feuilles basales ont seules un pétiole à tissu peu méatique et à système fasciculaire disjoint, avec un péridesme épais à nombreux tubes criblés. Épiderme du limbe à cuticule presque lisse; mésophylle homogène très lacuneux, à éléments plus serrés à la face supérieure; stomates entourés de trois cellules plus petites.

Ovaire sans mamelons placentaires. Graines à embryon droit avec des cotylédons assez épais; albumen abondant.

Autres espèces. — *Racine.* — Certaines espèces ont des racines très grosses, tuberculeuses, courtes, fusiformes (*S. Kingii*, *Hookeri*, etc.). Elles présentent alors un liber extrêmement épais non scléreux, dont les cellules sont

remplies d'une substance résineuse jaune ; le bois est assez largement parenchymateux avec de nombreux vaisseaux isolés ou réunis par petits paquets, et contenant aussi des fascicules criblés. Les petites racines latérales ont presque toujours deux endodermes (fig. 5, Pl. V).

Tige. — Souvent munie de quatre arêtes aliformes ; épiderme à cuticule généralement striée, souvent papilleux. Parenchyme cortical parfois mince (*S. cuneata*, *Hookeri*, etc.) ou assez épais (*S. punctata*, *petiolata*, etc.), presque toujours lacuneux ; il est rare de rencontrer quelques cellules scléreuses adossées à l'endoderme (*S. bimaculata*). Le liber est toujours plus développé que dans la section précédente, et forme toujours une bande continue parenchymateuse contenant de petits amas de fins tubes criblés. Le cylindre ligneux est fortement fibreux vers l'extérieur, et vasculaire vers la partie interne. A la périphérie de la moelle, il existe d'une façon constante une bande parenchymateuse qui contient les trachées et les nombreux petits îlots criblés internes ; le plus souvent, cette bande de tissu conducteur est protégée par la sclérification d'un anneau de tissu médullaire adjacent ; la moelle centrale se résorbe de bonne heure.

Feuille. — Nervures généralement très proéminentes, épiderme à cuticule striée, peu ou pas papilleux ; stomates très rares à la face supérieure, entourés de 2-3 cellules annexes moins facilement reconnaissables que dans la section *Ophelia* ; mésophylle à peu près homogène très lacuneux.

Oxalate de calcium rare, en petits cristaux isolés dans le parenchyme de la racine.

Parfois l'assise sous-épidermique du pétiole et de la tige est tannifère.

Section III. — *Poephila* C.-B. Clarke.

Plante vivace à racine épaisse, presque tuberculeuse, de laquelle partent de nombreuses tiges plus ou moins épaisses et ramifiées.

Une espèce : S. *multicaulis* Don.

Morph. int. — *Racine.* — Comme les racines tuberculeuses des espèces précédentes, elle est très parenchymateuse mais ne contient pas de fascicules criblés intraligneux. Les cellules sont gorgées d'une résine jaune verdâtre, et présentent aussi de fins cristaux d'oxalate de calcium.

Tige. — Elle est comparable à celle des autres *Sweertia*, mais les îlots criblés périmédullaires sont très volumineux.

Feuille. — Épiderme à cuticule striée, avec des stomates à 2-3 cellules annexes plus petites; mésophylle à peu près homogène.

Caractères communs du genre. — *Racine.* — Les racines tuberculeuses des espèces vivaces sont très parenchymateuses avec des fascicules criblés intraligneux, sauf *S. multicaulis*; celles des petites espèces, de même que les racines latérales des précédentes, sont caractérisées par la présence de deux endodermes sclérifiés, munis de parois radiales secondaires. Ces racines sont très résineuses et peu oxalifères.

Tige. — Arrondie à la base, elle devient quadrangulaire, et parfois même un peu ailée, sur les pédoncules floraux. Les cellules épidermiques striées sont souvent munies de papilles courtes ou assez élevées pour devenir de véritables poils; ces formations sont développées surtout dans la section *Ophelia*. Le liber est extrêmement réduit dans cette section, plus développé dans les autres. Le bois est extrêmement lignifié dans sa zone externe, et très vasculaire vers l'intérieur; les trachées primaires sont souvent séparées du cylindre ligneux, et disposées dans une bande parenchymateuse périmédullaire, qui contient aussi les fascicules criblés surnuméraires.

Feuille. — Épiderme à cuticule lisse ou striée, avec des papilles ou même des poils (*Ophelia*) à 1-2 cloisons transversales. Mésophylle à peu près homogène avec de larges méats. Stomates surtout répandus à la face inférieure, entourés de trois cellules annexes plus petites (*Ophelia*) ou simplement de deux (beaucoup d'*Eusweertia*).

Ovaire sans placentas; ovules attachés tout autour de la

paroi; épiderme externe formé de longues cellules à oléo-résine, souvent papilleuses.

Oxalate de calcium. — On n'en rencontre que rarement dans les tiges et les racines et jamais dans les feuilles.

Halenia Borkh.

Syn. — *Exadenus* Gr., *Tetragonanthus* Gm.

Morph. ext. — Herbes annuelles ou vivaces souvent cespiteuses avec des feuilles radicales généralement plus grandes. Fleurs 4-mères, jaune clair ou violettes en cymes terminales lâches ou contractées en capitules. Calice à divisions lancéolées; corolle campanulée, parfois rotacée, à bord gauche recouvert, avec une gibbosité nectarifère parfois développée en éperon à la base (fig. 1). Étamines insérées à des hauteurs variables à filet fréquemment élargi à la base; anthères mobiles, oblongues, souvent recourbées vers l'intérieur. Ovaire toujours uniloculaire à la partie supérieure, parfois d'apparence biloculaire par extension des placentas vers l'intérieur, dans la portion basilaire. Graines de grosseur variable, nombreuses et petites si les placentas sont fortement incurvés; grosses, arrondies et en petit nombre dans le cas contraire.

Hab. — Environ 25 espèces des hautes montagnes ou des régions arctiques de l'Asie et de l'Amérique du Nord.

Espèces étudiées. — *H. elliptica* Don, *H. Perrottetti* Gr., *H. sibirica* Borkh., *H. deflexa* (Sm.) Gr., *H. parviflora* (H.B.K.) Gr., *H. plantaginea* (H.B.K.) Gr., *H. asclepiadea* (H.B.K.) Gr., *H. candida* Ramirez, *H. latifolia* Cham. et Schlecht. *H. gracilis* Gr.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce caduque, mais persistant en partie dans le pivot, grâce à la présence de quelques grosses cellules scléreuses (*H. elliptica*); liber assez épais; bois très scléreux vers l'extérieur, parenchymateux avec de gros vaisseaux et des îlots de tissu criblé au centre.

Tige. — Dans les souches ou rhizomes, le système fasciculaire est disjoint et présente les mêmes particularités de développement que chez *Sweertia*. La tige est quadrangulaire, avec quatre côtes aliformes (*H. sibirica*, *Perrottetti*, *candida*); épiderme à cuticule mince striée, non papilleux; parenchyme cortical peu épais, plus ou moins écrasé, avec un endoderme presque toujours très subérifié. Liber généralement mieux développé que chez les *Sweertia*, formant toujours une bande continue, sauf dans les pédicelles floraux. Bois extrêmement fibreux à l'extérieur.

Feuille. — Cellules de l'épiderme supérieur, grandes, à parois recticurvilignes, présentant fréquemment, surtout aux bords du limbe, des papilles coniques plus ou moins développées. Mésophylle franchement bifacial, l'assise sous-épidermique étant longuement rectangulaire. Le parenchyme chlorophyllien comprend 1-2 assises palissadiques (*H. elliptica*, *Perrottetti*, *plantaginea*, *gracilis*, etc.), ou 2-3 (*H. deflexa*, *parviflora*, *asclepiadea*, etc.), qui occupent du tiers au quart de l'épaisseur totale du mésophylle. Le mésophylle lacuneux est formé de cellules rameuses se touchant par leurs branches et constituant un tissu spongieux, lâche. Les stomates, disposés seulement à la face inférieure, sont entourés de trois cellules dont deux cellules annexes plus petites.

Oxalate de calcium rare ou nul.

5. *Tachiinées.*

Pollen en gros grains isolés. Exine distincte, avec épaississements régulièrement disposés en fins réseaux. Arbrisseaux ou sous-arbrisseaux, quelquefois des arbres, rarement des herbes.

A. Fleurs dimorphes; les unes à court style avec un stigmate capité et les anthères libres ; les autres à long style avec un stigmate bilobé, et des anthères soudées latéralement à connectif prolongé.................. 33. *Hockinia.*

B. Fleurs les plus élevées, faiblement dimorphes; les formes florales isolées diffèrent seulement par la longueur de l'appareil sexué.

- *a.* Stigmate capité ou faiblement marginé........... 34. *Lisianthus.*
- *b.* Stigmate bien développé et bilobé.
  - α. Ovaire uniloculaire avec des placentas peu proéminents.
    - I. Corolle à tube court, campanulée avec de grands lobes...................... 35. *Eustoma.*
    - II. Corolle allongée, infundibuliforme, à courts lobes......................... 36. *Tachia.*
  - β. Ovaire uniloculaire, mais avec des placentas très fortement incurvés à l'intérieur de la cavité ovarienne.
    - I. Une couronne de petites écailles discoïdes à la partie inférieure et interne du calice. Tube de la corolle terminé par 5 petits lobes..................... 37. *Tachiadenus.*

II. Calice sans écailles; corolle sans petits lobes.
- ★ Dents du calice, lancéolées, linéaires, acuminées, faiblement carénées........................ 38. *Zygostigma.*
- ★ ★ Lobes du calice arrondis, largement ovales, non carénés... 39. *Zonanthus.*
- ★ ★ ★ Dents du calice, très courtes, ovales, arrondies, non carénées........................ 40. *Macrocarpea.*

Hockinia Gardn.

Syn. — *Anacolus* Gn.

Morph. ext. — Petite plante, dressée, ramifiée, avec des feuilles grêles, pétiolées. Inflorescences en cymes terminales, ramifiées, à fleurs 5-mères, dimorphes, courtement pédonculées. Calice à divisions lancéolées acuminées, réfléchies; corolle tubuleuse à lobes élargis, aigus, tordus. Étamines insérées à des hauteurs variables dans la moitié inférieure du tube; les fleurs à long style ont leurs anthères soudées latéralement et munies d'un prolongement du connectif. Ovaire d'apparence souvent biloculaire par développement interne des placentas. Style dimorphe à stigmate capité ou bilobé; graines très nombreuses arrondies ou ovales.

Hab. — 1 espèce de certaines montagnes du Brésil : *H. montana* Gardn.

Morph. int. — *Tige.* — Écorce et liber très développés ; bois compact, vasculaire, avec des éléments scléreux larges. Zone périphérique de la moelle parenchymateuse, et renfermant une assez grande quantité de fascicules criblés.

Feuille. — Cellules épidermiques à cuticule épaisse ridée, munies d'émergences papilleuses mieux développées et plus nombreuses sur les bords du limbe. Mésophylle bifacial, avec 1-2 assises palissadiques ; stomates à deux cellules annexes.

Lisianthus Linn.

Syn. — *Leianthus* Gr., *Omphalostigma*, *Petasostilys* Gr.

Knoblauch (*loc. cit.*) a entrepris l'étude monographique de ce genre; il pense qu'on ne doit pas réunir *Leianthus* Gr. avec *Lisianthus* R. Br.

Morph. ext. — Herbes ou sous-arbrisseaux à feuilles engainantes, sessiles ou pétiolées, avec de grandes fleurs 5-mères vert jaunâtre ou brun noirâtre, rarement blanches, disposées en cymes lâches ou rapprochées en ombelles. Dents du calice courtes, aiguës, carénées ou ailées sur le dos; corolle à long tube, divisé en 5 lobes ovales, lancéolés, à préfloraison tordue. Étamines insérées dans la partie inférieure du tube, dont les anthères sont munies d'un prolongement du connectif; ovaire avec placentas fortement recourbés à l'intérieur. Capsule enveloppée par la corolle persistante;

graines ovales arrondies, tuberculeuses, ou même garnies de petites gibbosités épineuses.

HAB. — 10 espèces environ des Indes occidentales et de l'Amérique centrale.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *L. longifolius* L., *L. exsertus* Sw., *L. nigrescens* Cham. et Schlecht.

MORPH. INT. — *Tige*. — Épiderme à cuticule épaisse ridée ; écorce plus ou moins lacuneuse ; endoderme subérifié ; péricycle à une rangée de cellules dont quelques-unes sont transformées en longues fibres mécaniques (*L. nigrescens*). Cambium bilatéral, donnant des formations secondaires libériennes très apparentes. Bois entièrement lignifié, mais dont les éléments sont disposés en files radiales très nettes, avec des rayons médullaires à une seule rangée de cellules fortement lignifiées. Amas de tissu criblé périmédullaire volumineux, formant autour de la moelle et contre le bois une bande presque ininterrompue, protégée çà et là (*L. nigrescens*) par des fibres médullaires très grosses ; la moelle est très spongieuse et persiste longtemps.

Feuille. — Épiderme à cuticule striée, non papilleux avec de fortes nervures dont les faisceaux présentent un abondant péridesme. On trouve parfois dans ce dernier des tubes criblés et quelques cellules scléreuses. Mésophylle bifacial à 2-3 assises de tissu palissadique. Stomates très rares à la face supérieure avec 2-3 cellules annexes.

Ovaire très caractéristique par les placentas très développés et fortement infléchis à l'intérieur de la cavité ovarienne ; la nervure médiane du carpelle est souvent indiquée par une côte longitudinale et la ligne de suture par une arête bifide (H, fig. 19) formant parfois deux ailes membraneuses (*L. nigrescens*). L'épiderme extérieur de la capsule est formé de longues cellules à parois minces remplies d'un latex résineux ; la partie interne recourbée des carpelles est munie de tissu mécanique.

Eustoma Salisb.

SYN. — *Urænanthus* Benth., *Arenbergia* Mart. et Gall.

MORPH. EXT. — Herbes dressées à feuilles sessiles ou engainantes, avec

de grandes fleurs 5-6-mères, longuement pédonculées, réunies en cymes unipares très lâches. Calice à tube court dont les divisions sont aiguës et carénées; corolle campanulée avec de grands lobes allongés, ovales, à préfloraison tordue. Étamines insérées à la gorge de la corolle; anthères dressées, oblongues, recourbées en arrière après la déhiscence. Ovaire uniloculaire à placentas peu distincts; style filiforme surmonté d'un stigmate largement bilobé. Graines petites à téguments finement réticulés.

HAB. — 2 espèces du sud de l'Amérique du Nord et des côtes des Indes occidentales : *E. Russellianum* Don, *E. exaltatum* (Lam.) Gr.

MORPH. INT. — *Racine.* — Liber parenchymateux, épais; bois très compact, scléreux dans la zone externe, parenchymateux et vasculaire vers le centre avec des tubes criblés surnuméraires; les rayons médullaires unisériés ont leurs parois assez fortement lignifiées.

Tige. — Écorce lacuneuse, liber et bois analogues à ceux des *Lisianthus*; la zone périphérique médullaire est constituée par une bande de parenchyme renfermant les trachées et les tubes criblés surnuméraires; cet anneau de tissu conducteur est protégé par une zone annulaire scléreuse interne, bordant la lacune centrale; il est étroit chez l'*E. Russellianum* et très large chez l'*E. exaltatum.*

Feuille. — Cuticule épaisse, peu striée; mésophylle bifacial avec 2-3 assises chlorophylliennes et un parenchyme lacuneux faiblement méatique; stomates inclus dans la cellule mère avec trois cellules annexes plus petites.

Tachia Aubl.

Trois espèces de la Guyane.

Tachiadenus Gr.

Cinq ou six espèces de Madagascar.
Ces deux genres n'ont pas été étudiés.

Zygostigma Gr.

MORPH. EXT. — Plantes herbacées rigides, simples ou peu rameuses, munies de petites feuilles linéaires sessiles; fleurs pédonculées, 4-5-mères, en cymes pauciflores ou bien isolées et terminales. Calice court à divisions linéaires, aiguës; corolle à tube cylindrique court, élargie en cloche, puis se divisant en 4-5 lobes ovales, tordus un peu plus longs que le tube. Étamines insérées sur la gorge de ce dernier avec des anthères dressées un

peu recourbées en arrière. Ovaire uniloculaire dont les placentas sont bien différenciés; style court, profondément bilobé. Graines petites, nombreuses, chagrinées.

Hab. — 2 espèces du sud de l'Amérique du Nord.

Espèce étudiée. — Z. *australe* (Cham. et Schlecht.) Gr.

Morph. int. — *Tige.* — Écorce mince ; liber plus réduit que dans les espèces précédentes ; bois extrêmement fibreux, pas de bande sclérenchymateuse protégeant la zone périphérique médullaire à tubes criblés.

Feuille. — Épiderme à cuticule très épaisse; mésophylle bifacial peu lacuneux ; stomates à trois cellules annexes.

Zonanthus Gr.

Morph. ext. — Arbustes à feuilles pétiolées, luisantes, coriaces, penninerviées. Fleurs assez grandes, 5-mères, de couleur verdâtre, isolées, axillaires, avec deux bractées foliacées sous le calice ; sépales arrondis, coriaces à dents non carénées. Corolle à tube cylindrique, soudée au calice dont les lobes sont obtus, élargis et tordus. Étamines longuement exsertes, insérées au milieu du tube avec des anthères allongées, mobiles, recourbées en arrière au sommet. Ovaire dont les bords carpellaires, fortement enroulés à l'intérieur, paraissent le diviser en 4 loges. Capsule très grande, luisante, charnue ou coriace, à déhiscence septicide; graines petites, nombreuses, à tégument réticulé.

Hab. — 1 espèce endémique à Cuba : Z. *cubensis* Gr.

Morph. int. — *Tige.* — Côtes longitudinales nombreuses; parenchyme cortical assez épais, avec d'énormes cellules scléreuses arrondies et allongées, protégeant le liber. Le bois est extrêmement lignifié compact, parcouru par des rayons médullaires unisériés à parois très épaisses. Zone périphérique de la moelle parenchymateuse avec de nombreux fascicules criblés.

Feuille. — Épiderme à cuticule un peu striée; stomates entourés de trois cellules dont généralement deux petites. Mésophylle à peu près homogène, très épais, très lacuneux.

Macrocarpea (Gr.) Gilg.

Six ou sept espèces de l'Amérique du Nord. Non étudiées.

II. — RUYSBYANTHÉES.

Pollen en grains isolés, sans sillon germinatif. Exine munie d'aspérités régulièrement disposées; 3 pores germinatifs équatoriaux. Ovaire biloculaire par enroulement et soudure centrale des placentas.

Rusbyanthus Gilg.

Morph. ext. — Arbrisseau à très grandes feuilles penninerviées, les inférieures longuement pétiolées; fleurs 5-mères grandes et belles en cymes terminales multiflores. Calice largement campanulé, coriace, dont les lobes sont munis à la base de nectaires en forme de dé à coudre. Étamines insérées au milieu du tube, avec des anthères très longues, sagittées. Ovaire nettement biloculaire comme chez certains *Exacum*.

Hab. — 1 espèce des hautes montagnes de la Bolivie : *R. cinchonifolius* (Britt.) Gilg.

Morph. int. — *Tige.* — Épiderme subérifié ainsi que les deux ou trois assises sous-jacentes; quelques larges fibres dans la profondeur de l'écorce. Liber assez épais avec tubes criblés épars et *non réunis en petits paquets comme chez toutes les autres Gentianées.* Bois fibreux renfermant de larges vaisseaux et des rayons médullaires unisériés très nets. Moelle périphérique sclérifiée contenant des amas criblés.

Feuille. — Épiderme supérieur à parois recticurvilignes, sans stomates; épiderme inférieur ondulé avec de nombreux stomates à trois cellules annexes. Mésophylle bifacial, peu lacuneux.

Oxalate de calcium en sable cristallin très rare.

III. — HÉLIÉES.

Pollen en tétrades, dont chaque grain est muni de 3 pores très nets; parfois ces tétrades sont agglutinées en masses polliniques volumineuses.

A. Exine finement granuleuse, avec de fortes aspérités disposées régulièrement.
- *a.* Calice campanulé, renflé, dont le tube est caréné ou ailé.................................. 42. *Prepusa.*
- *b.* Calice campanulé, allongé, serré contre la corolle, non caréné.................................. 43. *Senæa.*

B. Exine finement granuleuse, garnie d'aiguillons nombreux et pointus.................................. 44. *Irlbachia.*

C. Exine finement et régulièrement verruqueuse.
  a. Fleurs isolées ou disposées en cymes.......... 45. *Schultesia.*
  b. Fleurs en épis ou en grappes.................. 46. *Coutoubea.*
D. Exine très épaisse couverte d'aspérités de dimension et de forme variables, souvent allongées en forme de bâtonnets.................................. 47. *Chelonanthus.*
E. Exine épaissie latéralement, avec des verrues plus ou moins développées, finement réticulée aux pôles du grain, presque poreuse.......................... 48. *Adenolisianthus.*
F. Exine avec des épaississements réticulés à mailles très larges sur les côtés du grain, ou très petites sur la partie supérieure convexe.
  a. Calice grand, divisé presque jusqu'à la base... 49. *Symbolanthus.*
  b. Calice court à cinq petites divisions aiguës..... 50. *Purdieanthus.*
G. Exine avec épaississements en réseau large et régulier.
  a. Corolle très longue, campanulée, presque cylindrique, à lobes très courts................ 51. *Lagenanthus.*
  b. Corolle à tube étroit, court, dépassant peu le calice et élargie brusquement en cloche à la partie supérieure.......................... 52. *Calolisianthus.*
H. Exine réticulée à mailles extrêmement étroites, lui donnant une apparence ponctuée.
  a. Tube de la corolle aussi long que le calice..... 53. *Dejanira.*
  b. Tube de la corolle beaucoup plus long que le calice................................. 54. *Helia.*
J. Exine munie de larges et fortes bandelettes d'épaississement très proéminentes......................... 55. *Lehmanniella.*
K. Tétrades réunies en gros amas. Exine finement granuleuse, portant 4-5 gros aiguillons vers les pôles... 56. *Pagæa.*

Prepusa Mart.

Morph. ext. — Herbes élevées, dressées, peu ramifiées, ligneuses au moins à la base, avec des feuilles basales très serrées; les caulinaires sont espacées, sessiles et parfois connées. Fleurs 6-mères, grandes, peu nombreuses, isolées; et souvent pendantes à l'extrémité d'un long pédoncule. Calice renflé, à tube caréné ou ailé, avec des dents courtes, lisses, un peu charnues; corolle campanulée à tube étroit, brusquement élargi et découpé en six lobes courts, larges, à préfloraison tordue. Étamines insérées à la gorge; anthères dorsifixes, mobiles. Pollen en tétrades, muni de fortes aspérités disposées en réseau régulier. Style allongé avec un stigmate bilobé. Capsule septicide à placentas peu saillants; graines très nombreuses, petites, arrondies, presque lisses.

Hab. — 2 espèces du Brésil.

Espèce étudiée. — *P. connata* Gardn.

Morph. int. — *Tige.* — Nombreuses petites côtes longitudinales ; épiderme à cuticule épaisse striée; liber en bande très mince, protégé par quelques fibres corticales. Bois très scléreux, sans rayons médullaires, avec des pointes vasculaires qui proéminent dans la zone périphérique de la moelle renfermant des tubes criblés.

Feuille. — Mésophylle très épais, charnu, dont la partie supérieure, formée de cellules ovoïdes, serrées, constitue un parenchyme chlorophyllien, assez différencié, occupant la moitié de l'épaisseur totale du limbe. Stomates à trois cellules annexes.

Pas d'*oxalate de calcium.*

Senæa Taub.

Morph. ext. — Sous-arbrisseau peu ramifié à feuilles opposées sessiles, amplexicaules, un peu charnues. Fleurs 6-mères, grandes, bleuâtres, en cymes multiflores contractées ; calice campanulé, allongé, à dents aiguës avec deux bractéoles (préfeuilles) à la base ; corolle environ trois fois plus longue que le calice dont le tube, d'abord cylindrique, est ensuite évasé et découpé en lobes oblongs, aigus, de la longueur du tube. Étamines insérées au milieu du tube, avec des anthères basifixes, cordiformes. Ovaire uniloculaire, à placentas peu saillants; stigmate bilobé. Graines petites, arrondies à tégument fortement ridé.

Hab. — 1 espèce au Brésil : *S. cœrulea* Taub.

Morph. int. — *Tige.* — Nombreuses petites côtes longitudinales ; épiderme à cuticule striée ; liber en bande mince protégé par des fibres corticales larges et très épaisses. Bois très compact traversé radialement par des assises un peu moins lignifiées, unisériées, et qui représentent des rayons médullaires. Moelle entièrement scléreuse contenant quelques îlots criblés périphériques.

Feuille. — Nervures très développées avec fibres mécaniques; mésophylle un peu charnu, bifacial; 3-4 assises de cellules chlorophylliennes. Stomates inclus dans la cellule mère, entourés de trois petites cellules annexes.

Pas d'*oxalate de calcium.*

Irlbachia Mart.

Trois ou quatre espèces du nord de l'Amérique du Sud. Non étudiées.

Schultesia Mart.

Syn. — *Reichertia* Karst., *Xestœa* Gr.

Morph. ext. — Herbes annuelles, dressées, simples ou ramifiées; fleurs 4-mères plus ou moins pédonculées, rougeâtres, violettes ou jaunes, terminales ou réunies en cymes bipares lâches. Calice tubuleux ailé; corolle infundibuliforme rétrécie au-dessus de l'ovaire, avec quatre larges lobes ovales, tordus. Filet des étamines avec des ailes membraneuses dentées à la base; anthères droites, oblongues, cordiformes, quelquefois munies d'un prolongement du connectif. Exine tuberculeuse. Ovaire uniloculaire à placentas plus ou moins incurvés; style allongé; stigmate largement bilobé; graines petites, réticulées.

Hab. — Environ 17 espèces de l'Amérique tropicale et 1 de l'Afrique.

Espèces étudiées. — *Sch. subcrenata* Klostzsch., *Sch. stenophylla* Mart., *Sch. aptera* Cham., *Sch. brachyptera* Cham.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce exfoliée; liber peu épais; bois entièrement lignifié, sans parenchyme ni tubes criblés.

Tige. — Quatre côtes aliformes longitudinales. La structure anatomique est celle du type *Gentiana*, sans fibres mécaniques dans l'écorce. Le liber est réduit à quelques amas de fins tubes criblés adossés à l'endoderme, et enclavés dans la zone externe entièrement scléreuse du cylindre ligneux. De petits fascicules criblés sont disséminés dans la zone périphérique médullaire.

Feuille. — Épiderme supérieur à cuticule un peu striée sans stomates; mésophylle bifacial, lacuneux; l'assise sous-épidermique est formée de longues cellules palissadiques.

Ovaire à parois minces; la corolle reste intimement accolée à l'ovaire comme chez les *Chlora*, et il existe alors des cellules à latex résineux à l'extérieur de la paroi, et des bandes de tissu mécanique à l'intérieur.

Oxalate de calcium en cristaux épars abondants (*Sch. aptera*) ou très rares (*Sch. stenophylla*).

Coutoubea Aubl.

Syn. — *Limborchia* Scop., *Picrium* Schreb.

Morph. ext. — Herbes dressées, simples ou fortement ramifiées, à feuilles opposées ou d'apparence verticillée par trois; les fleurs sont sessiles ou courtement pédonculées, et la bractée axillaire, ainsi que les deux pré-

feuilles, paraissent insérées au même niveau. Fleurs 4-mères, blanches ou pourprées, sessiles ou courtement pédonculées, en épis terminaux contractés ou en sortes de grappes lâches. Calice profondément divisé formant des dents très aiguës, carénées, épaissies sur le bord. Corolle à tube court, cylindrique, avec des lobes élargis, tordus ; étamines à filet membraneux à la base ; anthères droites, oblongues, sagittées, récurvées après la floraison. Pollen en tétrades avec exine tuberculeuse. Ovaire uniloculaire ; graines arrondies presque lisses.

Hab. — Environ 4 espèces du nord de l'Amérique du Sud et des Indes Occidentales.

Espèces étudiées. — *Cout. spicata* Aubl., *Cout. ramosa* Aubl., *Cout. densiflora* Mart.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce et péricycle assez lacuneux ; liber assez épais, bois sans parenchyme, entièrement lignifié.

Tige. — Les fragments d'échantillons qui nous ont servi pour cette étude étaient à peine suffisants. Leur détermination est restée un peu douteuse, au moins pour l'un d'entre eux (*C. spicata*). Les autres présentent une écorce et un liber bien développés, avec un bois très compact partagé en séries radiales par des rayons médullaires unisériés lignifiés. Les fascicules criblés périmédullaires sont très nombreux et très rapprochés ; ils forment une bande annulaire presque continue.

Feuille. — Mésophylle bifacial à 2-3 assises de parenchyme chlorophyllien. Stomates à trois cellules annexes.

Pas d'*oxalate de calcium*.

Chelonanthus Gilg.

Environ 10 espèces de l'Amérique du Sud.

Adenolisianthus Gilg.

Deux espèces du Brésil.

Symbolanthus Don.

Sept ou huit espèces des Andes et de l'Amérique du Sud.

Purdieanthus Gilg.

Morph. ext. — Arbuste pouvant atteindre 2 mètres de hauteur, à feuilles penninerviées, courtement pétiolées, un peu velues à la face inférieure.

Fleurs 5-mères, disposées en cymes bipares multiflores, sans préfeuilles. Calice court, campanulé, coriace, à dents lisses, acuminées; corolle allongée en forme de trompette, rétrécie au-dessus de l'ovaire, puis s'élargissant jusqu'à la naissance des lobes arrondis et ovales. Étamines insérées dans le tube; filet long; anthères exsertes, mobiles, cordiformes. Exine des tétrades polliniques largement réticulée sur les côtés, presque ponctuée ou finement alvéolée à la partie supérieure. Ovaire uniloculaire à placentas involutés, porté sur un disque charnu et surmonté d'un style très long, exsert.

HAB. — 1 espèce de la Nouvelle-Grenade et de la Colombie.

MORPH. INT. — *Tige.* — Petites côtes longitudinales; épiderme rugueux muni de papilles courtes, coniques; parenchyme cortical peu lacuneux contenant de grosses fibres arrondies dans sa partie interne. Liber très réduit; bois peu épais, mais très compact; la zone périmédullaire parenchymateuse contient les trachées et les tubes criblés surnuméraires, et se trouve protégée par un anneau scléreux médullaire plus interne.

Feuille. — Épiderme dont les cellules se soulèvent en papilles plus ou moins cylindriques, striées, et qui deviennent de véritables poils cloisonnés le long des nervures principales, à la face inférieure; mésophylle à peu près homogène, lacuneux; stomates entourés de trois cellules plus petites.

Oxalate de calcium en fins cristaux épars, ou en petites macles.

Lagenanthus Gilg.

SYN. — *Schlimia* Regel., *Wallisia* Regel.

MORPH. EXT. — Arbuste atteignant 3 mètres de haut, à ramifications dichotomes, à feuilles peu nombreuses, courtement pétiolées, 5-nerviées. Grandes et belles fleurs orangées ou rouges, avec les lobes de la corolle verdâtre, isolées ou peu nombreuses. Calice courtement campanulé à divisions ovales obtuses, carénées sur le dos; corolle très longue, infundibuliforme, s'élargissant jusqu'aux 4/5 de sa longueur, pour se rétrécir de nouveau jusqu'à la naissance des lobes qui restent courts, obtus et ovales. Étamines peu exsertes, insérées à la partie inférieure du tube; anthères mobiles, cordiformes, récurvées au sommet; exine tuberculeuse. Ovaire avec un disque nectarifère à la base et des placentas fortement saillants. Style longuement exsert et stigmate bilobé.

HAB. — 1 espèce: *L. princeps* (Lindl.) Gilg, de la Colombie.

MORPH. INT. — *Tige.* — Épiderme à cuticule fortement striée, sans papilles; parenchyme cortical épais non lacu-

neux; liber formant une bande continue assez large, protégée par une assise de fibres péricycliques; bois très fibreux, mais avec de nombreux vaisseaux; zone périphérique médullaire renfermant les tubes criblés, restée parenchymateuse; un anneau plus interne scléreux borde la lacune centrale.

Feuille. — Épiderme supérieur à parois recticurvilignes, sans stomates, à cuticule lisse; mésophylle bifacial; stomates très nombreux à la face inférieure avec trois cellules annexes.

Oxalate de calcium très rare.

Calolisianthus Gilg.

Six ou sept espèces du Brésil. Non étudiées.

Deianira Cham. et Schlecht.

Syn. — *Callopisma* Mart.

Morph. ext. — Herbes dressées, simples ou peu rameuses, à feuilles opposées amplexicaules ou connées, digitinerviées. Fleurs rouges ou pourprées, 4-mères, disposées en cymes lâches ou en capitules contractés. Calice campanulé, découpé jusqu'au milieu en quatre dents aiguës. Corolle à tube cylindrique aussi long que le calice, puis se divisant en quatre lobes ovales, tordus. Étamines insérées au-dessous de la gorge; anthères dressées, linéaires; réseau d'épaississement à mailles étroites, donnant une apparence ponctuée. Ovaire uniloculaire à placentas peu différenciés; graines nombreuses à tégument réticulé.

Hab. — 3 espèces au Brésil.

Espèces étudiées. — *D. erubescens* Dam. et Schl., *D. erubescens* *β-pallescens* Gr., *D. nervosa* Cham. et Schlecht.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce et péricycle souvent exfoliés, bois non complètement lignifié avec des îlots de parenchyme au centre.

Tige. — Épiderme à cuticule lisse, peu épaisse; parenchyme cortical peu lacuneux; fibres péricycliques très nombreuses et très épaissies. Liber très réduit (*D. nervosa*) ou assez épais (*D. erubescens*). Le bois est extrêmement fibreux avec des rayons médullaires unisériés, très lignifiés. Les fascicules criblés périmédullaires sont aussi protégés par des fibres mécaniques (*D. nervosa*), ou par un anneau plus interne de sclérenchyme médullaire.

Feuille. — Épiderme à cuticule lisse dont les parois sont

ondulées; stomates à trois cellules annexes, répandus seulement à la face inférieure. Faisceaux des nervures protégés par des fibres mécaniques. Mésophylle bifacial.

Oxalate de calcium très rare.

Helia Mart.

Six ou sept espèces au Brésil.

Lehmanniella Gilg.

Morph. ext. — Herbes à feuilles coriaces, penninerviées; entre-nœuds souvent renflés; fleurs agglomérées en sortes d'ombelles, 5-mères. Calice à lobes courts, arrondis; corolle à long tube cylindrique, élargi d'abord, puis étranglé avant de se diviser en lobes courts, ovales, obtus. Etamines insérées vers la base du tube; anthères exsertes, mobiles; exine garnie d'aspérités irrégulières. Ovaire d'apparence biloculaire avec un disque nectarifère à la base; capsule de longueur au moins égale à celle du calice.

Hab. — 1 espèce (peut-être 2) de l'Amérique équatoriale : *L. acuminata* Gilg.

Morph. int. — *Tige.* — Quatre petites côtes longitudinales ; épiderme à cuticule épaisse, striée; écorce non lacuneuse; liber mince, protégé par une ou deux assises de cellules scléreuses ou de fibres fortement épaissies. Bois extrêmement fibreux, renfermant çà et là de gros vaisseaux. Moelle entièrement scléreuse, sauf à la périphérie, où l'on voit des amas de parenchyme contenant des tubes criblés.

Feuille. — Épiderme supérieur à parois recticurvilignes, à cuticule épaisse, striée, sans stomates; ces derniers sont nombreux à la face inférieure et entourés de deux cellules annexes plus petites. Mésophylle bifacial, avec un parenchyme inférieur très lacuneux.

Oxalate de calcium en macles très petites, nombreuses surtout dans la feuille.

Pagæa Gr.

Six espèces de la Guyane. Non étudiées.

IV. — VOYRIÉES.

Pollen en grains isolés, un peu allongés et arqués sans exine différenciée de l'intine, muni de deux pores polaires. Saprophytes considérés

comme privés de chlorophylle, avec des rhizomes noueux épais. Fleurs grandes, longuement tubuleuses. Capsule déhiscente en deux valves jusqu'à la base.. 57. *Voyria.*

Hab. — 3 espèces de la Guyane. Non étudiées.

V. — LEIPHAIMÉES.

Pollen en grains isolés, ovales, sans exine différenciée de l'intine, avec un seul pore germinatif apical. Saprophytes sans chlorophylle dont le système radiculaire est très délicat; capsule déhiscente vers le milieu, les parties supérieure et inférieure restant soudées.

A. Inflorescence en capitules; pétales petits dépassant à peine le calice. Stigmate faiblement bilobé.......... 58. *Voyriella.*

B. Inflorescence en cymes lâches ou bien fleurs isolées. Corolle à tube plus ou moins long, dépassant de beaucoup le calice.................................. 59. *Leiphaimos.*

Voyriella Miq.

Morph. ext. — Plante herbacée naine, saprophyte sans aucun doute, aphylle, avec de simples petites productions écailleuses sur la tige. Fleurs petites, 5-mères, disposées en fausses ombelles compactes. Calice à lobes carénés, longuement acuminés; corolle presque cylindrique, un peu plus longue que le calice, s'étalant en cinq lobes élargis, tordus. Étamines ne dépassant pas le tube de la corolle; anthères allongées, dont le connectif se prolonge à la partie supérieure. Ovaire uniloculaire avec des placentas très peu visibles; graines très petites, nombreuses, réticulées.

Hab. — 1 espèce du Brésil et de la Guyane : *V. parviflora* Miq.

Morph. int. — *Tige.* — Deux ailes latérales très larges et bifides, formant ainsi quatre ailes membraneuses, réunies par deux. Écorce relativement épaisse; liber extrêmement réduit; bois très mince, mais formant un anneau complet très compact, scléreux comme dans les autres espèces de Gentianées, avec quelques vaisseaux assez larges. Au pourtour de la moelle, on trouve aussi de nombreux petits îlots criblés.

Leiphaimos Cham. et Schlecht.

Syn. — *Leianthostemon* Miq., *Disadenia* Miq., *Pneumonanthopsis* Miq., *Biglandularia* Krot.

Morph. ext. — Plantes herbacées naines, saprophytes, sans chlorophylle ou n'en possédant qu'une très faible quantité; elles sont parfois un peu ramifiées, avec de petites écailles foliacées et un rhizome allongé, grêle. Fleurs 4-5-mères, de grandeur et de couleur variables, mais toujours plus délicates que celles des *Voyria* et réunies en cymes pauciflores. Calice à dents lisses; corolle hypocratériforme ou tubuleuse, avec des lobes acuminés à

préfloraison tordue, persistant après la floraison. Étamines non exsertes ; anthères cordiformes, libres ou soudées latéralement (fig. 2), introrses, et dont les deux loges se prolongent à la base en de longues arêtes barbelées comme une plume. Capsule s'ouvrant au milieu, à la façon d'une lanterne ; graines fusiformes, peu réticulées, avec un embryon à peine différencié et très peu d'albumen.

HAB. — 20 espèces environ, presque toutes des régions tropicales de l'Amérique du Sud, quelques-unes seulement des Indes Occidentales, et deux de l'Afrique.

ESPÈCES ÉTUDIÉES. — *L. aphylla* (Jacq.) Gilg. (= *Voyria uniflora* Lam.), *L. parasitica* Cham. et Schlecht. (= *Voyria mexicana* Gr.), *L. flavescens* (Gr.) Gilg.

MORPH. INT. — Comme nous l'avons déjà dit, quelques-unes de ces espèces ont été étudiées par Johow, qui s'est

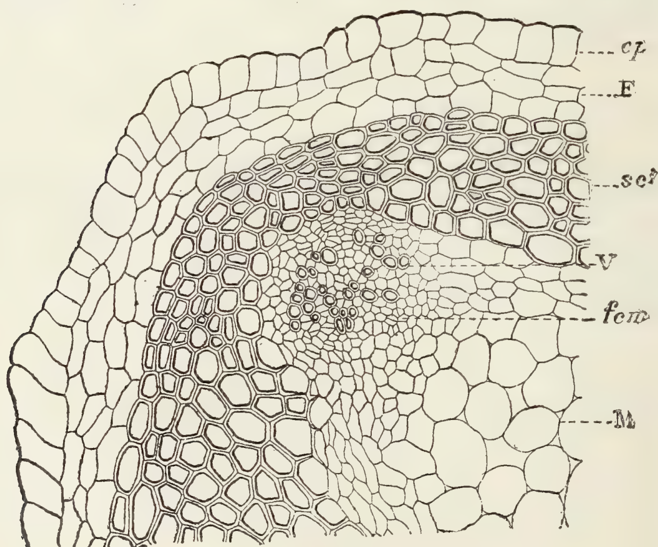


Fig. 26. — Tige de *Leiphaimos aphylla*. — *ep*, épiderme ; E, écorce ; *scl*, sclérenchyme ; V, vaisseaux ; *fcm*, fascicules criblés médullaires.

occupé surtout des fleurs et des graines. Les principales modifications dues au saprophytisme chez les *L. trinitensis* (Gr.) Gilg, *L. tenella* (Guild.) Miq., *L. aphylla*, ont été indiquées par cet auteur.

Tige. — Épiderme composé de cellules allongées à paroi mince ; parenchyme cortical plus ou moins épais. Cylindre

central de structure un peu différente, suivant les espèces. Chez les *L. aphylla*, *trinitensis*, il débute par un anneau sclérenchymateux (fig. 26), à l'intérieur duquel on distingue six amas vasculaires; ceux-ci sont entourés d'un parenchyme muni de tubes criblés plus nombreux sur les côtés et vers la moelle qui est presque entièrement résorbée.

Dans le *L. parasitica*, l'écorce est très parenchymateuse et l'endoderme qui s'appuie sur l'anneau scléreux est facilement reconnaissable à ses plissements ; au lieu de six faisceaux isolés, on ne trouve plus que six pointes vasculaires très proéminentes vers l'intérieur et entourées de petits îlots de tubes criblés. La réduction peut être poussée plus loin (*L. tenella*, *flavescens*); la bande scléreuse n'existe plus : on ne distingue dans ce cas que quatre amas conducteurs formés de quelques trachées, autour desquelles se sont différenciés un très petit nombre de tubes criblés.

CHAPITRE II

MÉNYANTHOÏDÉES.

MÉNYANTHÉES.

Pollen en grains isolés, comprimés d'un côté et paraissant ainsi triangulaires, vus de face ; les pores germinatifs sont situés aux trois angles ; vus de profil, ils ont une apparence elliptique, rarement arrondie. Pétales à préfloraison valvaire, avec les bords fortement incurvés. Plantes aquatiques ou palustres à *feuilles isolées* prenant généralement naissance sur un rhizome.

A. Pétales dont la nervure médiane, proéminente à la face inférieure, forme une sorte de carène. Feuilles réniformes, profondément et grossièrement dentées ou crénelées .... 60. *Nephrophyllidium.*

B. Pétales non bordés, munis le plus souvent de franges. Feuilles à bord entier, ou quelquefois irrégulièrement et très faiblement émarginées.

a. Capsule s'ouvrant par une déchirure irrégulière au sommet. Feuilles basilaires, longuement pétiolées, trifoliées .... 61. *Menyanthes.*

b. Capsule déhiscente au sommet, généralement au moyen de quatre clapets, rarement par une déchirure irrégulière .... 62. *Villarsia.*

c. Ovaire indéhiscent. Plantes aquatiques à feuilles nageantes cordiformes. Fleurs généralement fasciculées .... 63. *Limnanthemum.*

d. Ovaire indéhiscent. Petite plante rampante avec des feuilles entières, linéaires, un peu charnues. Fleurs solitaires .... 64. *Liparophyllum.*

Nephrophyllidium Gilg.

Syn. — *Villarsia* sp. Gr., *Menyanthes* sp. aut. plur.

Morph. ext. — Plante vivace, à rhizome rampant, portant des feuilles longuement pétiolées, isolées, réniformes, assez fortement crénelées. Fleurs blanches en cymes compactes, portées sur une hampe florale aphylle, 5-mères. Corolle à cinq lobes obtus, un peu frangés, mais non ciliés, avec une carène membraneuse très distincte, le long de la nervure médiane. Anthères introrses, mobiles, recourbées vers l'extérieur. Stigmate gros, presque sessile, divisé en deux lobes semi-circulaires. Ovaire uniloculaire à deux placentas pariétaux, portant cinq glandes discoïdes nectarifères à la base. Capsule arrondie, s'ouvrant au sommet par une fente irrégulière, et contenant un petit nombre de graines un peu aplaties et lisses.

Hab. — 1 espèce de l'Amérique boréale et des montagnes du Japon : *N. crista-galli* (Menz.) Gilg. (1).

Morph. int. — *Racine.* — Écorce limitée extérieurement par un subéroïde formé de quelques assises de cellules, dont quelques-unes sont remplies de gommo-mucilage, provenant du gonflement de la paroi ; le parenchyme sous-jacent est lacuneux et la zone interne est composée de cellules plus petites, alignées radialement ; il se termine par l'endoderme à plissements très nets. Cylindre central petit, sans formations secondaires, composé de six faisceaux libériens et ligneux. Moelle parenchymateuse et peu développée.

Rhizome. — Écorce à petites lacunes, protégée à l'extérieur par quelques assises subérifiées, très épaisses. Cylindre central petit, sans tubes criblés médullaires, à bois surtout composé de vaisseaux scalariformes.

Hampe florale. — Épiderme à cuticule peu épaisse, lisse ; parenchyme cortical homogène avec lacunes aérifères ; endoderme à larges éléments. Faisceaux conducteurs isolés

(1) Les échantillons qui ont servi pour cette étude proviennent du Japon et nous ont été expédiés, à l'état frais, par M. le professeur Ikeno (de Tokio).

au milieu d'un anneau épais de sclérenchyme ponctué; ils présentent à la pointe interne des trachées un amas de parenchyme, privé de tubes criblés, mais représentant vraisemblablement le tissu criblé surnuméraire des espèces terrestres. Moelle à grandes cellules, pouvant se résorber plus tard dans la partie centrale.

Pétiole. — Épiderme à cuticule assez épaisse, avec un parenchyme à larges lacunes aérifères, contenant 7-9 faisceaux isolés rangés en demi-cercle.

Feuille. — Limbe assez fortement crénelé, dont toutes les dents sont munies d'une *hydathode avec épithème* et stomates aquifères à la face inférieure. L'épiderme supérieur à parois recticurvilignes est presque privé de stomates; mésophylle bifacial, mais le parenchyme chlorophyllien est peu différencié, sauf l'assise sous-épidermique dont les cellules sont elliptiques allongées. Gros stomates à la face inférieure. Pas de *sclérites*, ni d'*oxalate de calcium*. Certaines cellules isolées contiennent des *matières tannoïdes*; elles sont nombreuses et parfois réunies en files courtes, dans la portion périphérique de la moelle de la tige (1).

Menyanthes Tournef.

Morph. ext. — Plantes marécageuses avec un rhizome rampant portant des feuilles isolées, trifoliées, longuement pétiolées et engainantes à la base. Fleurs blanches teintées de rose, dimorphes, disposées au sommet de la tige en grappes courtes, avec ou sans bractées. Calice à cinq divisions linéaires; corolle courte, infundibuliforme, à lobes valvaires indupliqués, fortement frangés. Anthères mobiles, sagittées. Ovaire uniloculaire, portant à la base cinq glandes discoïdes; style allongé, terminé par un stigmate bilobé. Capsule arrondie, indéhiscente ou s'ouvrant par une petite déchirure au sommet. Graines nombreuses, globuleuses, à tégument lisse et crustacé avec un embryon droit et un albumen abondant.

Hab. — 1 seule espèce répandue dans toute l'Europe, dans les régions montagneuses de l'Asie centrale et du Japon, et dans l'Amérique du Nord jusqu'aux Andes de la Californie : *M. trifoliata* L.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce limitée par une assise subéreuse à petites cellules recouvrant une rangée de grandes

(1) E. Perrot, *Anat. compar. des Gentianées aquatiques* (*loc. cit.*).

cellules hexagonales allongées radialement; viennent ensuite 2-3 assises collenchymateuses et un parenchyme très lacuneux, présentant çà et là quelques cellules scléreuses non ramifiées. Le péricycle est constitué par une épaisseur de cellules contre lesquelles s'appuient neuf faisceaux libériens et neuf faisceaux ligneux, sans formations secondaires. Le liber est pauvre en tubes criblés et la moelle peu abondante.

Tige. — La structure de la tige florale et du rhizome est sensiblement la même; décrivons celle du rhizome. Écorce primaire très épaisse; épiderme un peu cutinisé; collenchyme sous-épidermique à 2-3 assises; parenchyme cortical à larges lacunes aérifères et contenant çà et là des faisceaux foliaires. Les lacunes sont séparées entre elles par une seule rangée de larges cellules, et interrompues dans le sens longitudinal par des diaphragmes transversaux formés de petites cellules à parois minces, laissant entre elles de larges méats. Le cylindre central comporte un certain nombre de faisceaux libéroligneux, isolés, protégés extérieurement et intérieurement par des paquets de fibres mécaniques très épaisses. A la pointe des faisceaux vers la moelle, il subsiste un amas de parenchyme conducteur surnuméraire sans tubes criblés. Dans ce parenchyme, il n'est pas rare de voir se former des lacunes longitudinales par écartement de certaines cellules; parfois ces lacunes se lignifient et constituent probablement un organe de circulation d'eau. Il n'apparaît jamais dans ces lacunes de vaisseaux de seconde formation, analogues à ceux que l'on peut rencontrer chez certains Cryptogames vasculaires ou Monocotylédones aquatiques (1). La moelle est extrêmement lacuneuse. Çà et là, dans le parenchyme cortical, on rencontre quelques cellules à tannin.

Pétiole. — Épiderme à cuticule mince et lisse; système fasciculaire disjoint; pas de collenchyme; stomates assez nombreux, entourés de 4-6 cellules, à peu près égales aux cellules normales.

(1) Sauvageau, *Notes bibliographiques sur les Potamogeton* (Journ. de Bot., t. VIII, 1894).

Feuille. — Faisceaux des nervures isolés et disposés en arc (fig. 1, Pl. VIII). Mésophylle extrêmement lacuneux (fig. 8, Pl. VIII) dont les deux assises supérieures sont différenciées en parenchyme chlorophyllien palissadique, occupant un tiers environ de l'épaisseur de la feuille. Les réservoirs vasiformes, c'est-à-dire les cellules spiralées qui coiffent les terminaisons vasculaires, sont très développés. A l'extrémité de chaque crénelure de la feuille se trouve une *hydathode avec épithème* et stomates aquifères, très visible à l'œil nu. Le tissu spongieux de l'épithème est ici peu développé ; car la masse de l'hydathode est surtout composée de cellules spiralées. On ne trouve jamais chez le *Menyanthes* de poils sclérifiés rameux internes.

Ovaire bicarpellé avec deux larges mamelons placentaires, portant plusieurs rangées d'ovules anatropes horizontaux (*m*, Pl. VII) à funicule court, dont le sac embryonnaire est arrondi ou ovoïde, à peu près central.

Villarsia Gmel.

Syn. — *Renealmia* Hutt.

Morph. ext. — Herbes des marais, dont les feuilles de la base sont entières, irrégulièrement sinuées. Tige simple ou peu ramifiée, généralement presque aphylle. Fleurs 5-mères, parfois dioïques, jaunes ou blanches, réunies en panicule lâche, ou comprimées en capitule serré ; ces fleurs sont munies d'un involucre. Divisions du calice profondes, linéaires, lancéolées ; corolle campanulée à cinq lobes rotacés, valvaires, indupliqués, à bords glabres ou longuement ciliés. Étamines insérées dans le tube ou dans les sinus des lobes ; anthères étroites, mobiles, sagittées. Ovaire uniloculaire souvent semi-infère, avec de petites glandes nectarifères à la base et des placentas pariétaux assez épais. Style variable à stigmate allongé. Graines nombreuses, arrondies ou lenticulaires, avec un tégument crustacé, lisse, luisant, ou parfois couvert de poils ou même garni de tubercules ou d'aiguillons.

Hab. — Environ 10 espèces d'Australie ; 1 seulement croît au Cap.

Espèces étudiées. — *V. latifolia* Benth., *V. capitata* Nees., *V. congestiflora* F. v. M., *V. calthifolia* F. v. M., *V. reniformis* R. Br., *V. ovata* Vent., *V. parnissifolia* R. Br., *V. violifolia* F. v. M., *V. lasiosperma* F. v. M., *V. albiflora* F. v. M., *V. exaltata* F. v. M.

Morph. int. — *Racine.* — Écorce relativement très épaisse, formée de cellules arrondies, laissant entre elles des méats

assez grands, et alignées régulièrement en files radiales. Le nombre des faisceaux libériens ou ligneux est variable, toujours plus grand que 2, généralement 4-5 ; il n'existe jamais de formations secondaires et la moelle est quelquefois scléreuse.

Rhizome. — *Tige florale.* — Écorce peu développée, lacuneuse, avec quelques gros sclérites à branches courtes. Cylindre central formé de faisceaux isolés, protégés par un arc de fibres, ou bien réunis entre eux par une bande annulaire de sclérenchyme. Moelle très lacuneuse.

Dans les *pédoncules floraux*, les faisceaux vasculaires sont très resserrés et constituent souvent un cylindre complet.

Pétiole. — Système fasciculaire disjoint ; des sclérites rameux en assez grand nombre dans le parenchyme. Dans la gaine du *V. lasiosperma* (fig. 3, Pl. VIII), les faisceaux sont disposés sur deux rangs, ayant tous leur bois tourné vers la face supérieure. Ces faisceaux sont susceptibles de se ramifier et rappellent ainsi la disposition qui devient la règle dans le genre suivant ; les faisceaux du pétiole de *V. ovata* se dédoublent ainsi fréquemment.

Chez *V. albiflora*, ils sont protégés comme dans la tige par des arcs extérieurs de tissu mécanique. Les sclérites sont plus ou moins nombreux, suivant les espèces, et, probablement aussi, suivant les conditions d'existence de la plante.

Feuille. — Mésophylle assez franchement bifacial, mais le parenchyme palissadique forme un tissu lâche à cellules écartées, qui occupe parfois jusqu'à la moitié de l'épaisseur de la feuille. Les sclérites sont en nombre variable, et l'on trouve des hydathodes à chaque dent de la feuille ou bien dans certains endroits où viennent se réunir quelques terminaisons vasculaires. Les stomates sont surtout répartis à la face inférieure.

Pas d'*oxalate de calcium*. Çà et là, chez quelques espèces, on trouve des cellules tannifères.

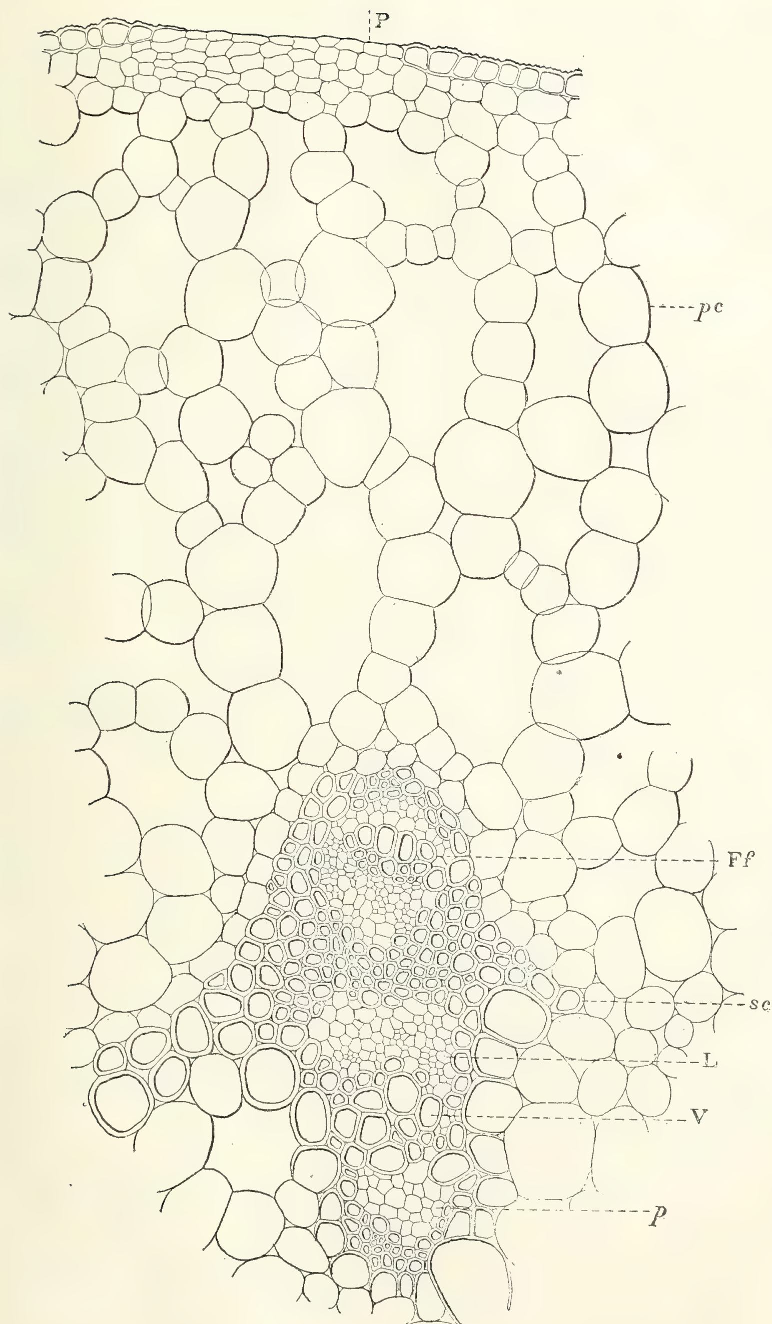


Fig. 27. — Rhizome du *Villarsia exaltata* F. v. M. — P, plage épidermique; *pc*, parenchyme externe; *sc*, sclérenchyme; F*f*, faisceaux libéroligneux foliaires; L, liber; *p*, parenchyme conducteur surnuméraire.

Limnanthemum Gmelin.

Syn. — *Waldschmidtia* Wigg., *Schweyckerta* Gmel.

Morph. ext. — Herbes rampant dans les marécages ou nageant dans les eaux courantes, à feuilles ovales ou arrondies, cordiformes, parfois peltées à bord entier ou faiblement lobé, isolées ou quelquefois rapprochées par deux sous l'inflorescence. Fleurs jaunes ou blanches, 5-mères, quelquefois dioïques, isolées ou disposées en fascicules de nature tout à fait spéciale. Calice à divisions lancéolées; corolle à tube très court, presque rotacée, à lobes valvaires, à bords infléchis, nus ou frangés. Étamines insérées à la base du tube ou aux sinus; anthères étroites, mobiles, sagittées; il existe parfois à la gorge de la corolle des écailles épipétales. Ovaire uniloculaire à placentas peu saillants, avec un faible disque glanduleux à la base; style très variable, surmonté d'un stigmate à deux larges lobes, souvent pétaloïdes. Capsule ovale ou allongée, indéhiscente ou s'ouvrant par une fente irrégulière. Graines en nombre très variable, parfois aplaties et ailées, à tégument crustacé, lisse ou chagriné, couvert de poils, de tubercules ou de faibles aiguillons.

Hab. — Environ 20 espèces des régions tropicales et subtropicales du globe.

Espèces étudiées. — Section I : **Waldschmidtia** Wigg. : *L. Nymphoides* Link. — Section II : **Nympheanthe** Gr. : *L. cristatum* (Roxb.) Gr., *L. indicum* (L.) Thw., *L. Forbezianum* Gr., *L. Thunbergianum* Gr., *L. crenatum* F. v. M., *L. lacunosum* (Vent.) Gr., *L. geminatum* (R. Br.) Gr., *L. Humboldtianum* (H. B. K.) Gr., *L. exiliflorum* F. v. M., *L. Kleinianum* Gr., *L. Wightianum* Gr., *L. exiguum* F. v. M., *L. hydrocharoides* F. v. M.

Morph. int. — Sect. I. — **L. Nymphoides.** — *Racine.* — Assise subéreuse externe tannifère; zone externe de l'écorce très lacuneuse, zone interne à cellules plus petites en files radiales assez régulières; endoderme à plissements latéraux très visibles. Péricycle à une seule assise et contre lequel s'appuient 6 faisceaux libériens et ligneux, sans formations secondaires; moelle parenchymateuse peu développée. Quelques vaisseaux sont parfois obstrués par une matière gommo-résineuse brunâtre.

Rhizome. — Épiderme un peu subérifié; parenchyme cortical avec de larges lacunes aérifères, séparées par une seule rangée de cellules ovoïdes, transformées çà et là en sclérites rameux lisses (fig. 9, Pl. VII). Endoderme contenant une assez forte proportion d'amidon. Péricycle assez épais; anneau libéroligneux à peu près complet, avec très peu de tissu secondaire, et un parenchyme rarement scléreux.

Le liber normal est pauvre en tubes criblés, et le parenchyme conducteur situé à la pointe des faisceaux est bien développé, et présente les caractères du parenchyme libérien; il se produit souvent dans ce dernier des lacunes irrégulières (fig. 5, Pl. IX), dont la paroi se lignifie comme dans les faisceaux du *Menyanthes*.

Hampe florale. — Elle présente les caractères d'une véritable tige, jusqu'au niveau d'insertion du fascicule floral. Les faisceaux libéroligneux sont disjoints, munis d'un endoderme propre, et courent dans le parenchyme sans se réunir en cylindre central; il n'existe donc pas de moelle. Ces faisceaux se divisent dans un espace excessivement court, pour se rendre dans les pédoncules floraux. Ceux-ci, comme on le sait, prennent naissance au même niveau, et présentent une structure tout à fait analogue à celle de la tige.

Pétiole. — Le plus généralement, les pétioles sont excessivement longs ; ils naissent sur le rhizome, et viennent se terminer par une feuille nageante. A l'extrémité de la hampe florale, il existe aussi une feuille dont le pétiole paraît continuer la tige, l'inflorescence étant rejetée latéralement. Ce pétiole possède la même structure que ses voisins, et l'on doit considérer la feuille qui le termine comme la bractée axillaire de l'inflorescence. Le système fasciculaire du pétiole est disjoint, comme celui de la tige, mais la symétrie bilatérale y est accusée nettement (fig. 2, Pl. VII); les sclérites sont très nombreux, surtout si la coupe est voisine du point d'insertion de la feuille.

Feuille. — Épiderme supérieur à cuticule mince, à parois peu ondulées; parenchyme chlorophyllien, occupant un tiers de l'épaisseur du mésophylle et peu lacuneux; sclérites peu nombreux. L'épiderme inférieur présente un aspect chagriné, dû à la présence de plages tannifères, que nous avons décrites antérieurement; on n'y rencontre pas de stomates (fig. 28). Le limbe porte, à l'extrémité de la nervure médiane et à celle de quelques anastomoses de termi-

naisons de nervures secondaires, des *hydathodes* moins volumineuses que celles des genres voisins, mais avec un épithème très bien différencié et des stomates aquifères à la face supérieure.

Ovaire très volumineux, irrégulièrement déhiscent, avec des placentas très larges et peu saillants. A la maturité, il

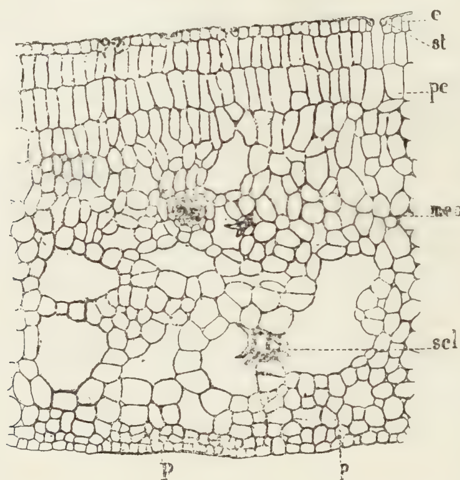


Fig. 28. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Limn. Nymphoides.* — *p*, plage épidermique modifiée.

s'aplatit et donne une capsule charnue, épaisse, remplie de graines aplaties, ailées (fig. 1, 2, 3, 4, 5, Pl. VIII), possédant un faisceau vasculaire, qui fait le tour de la graine; certaines cellules du tégument sont prolongées en poils assez longs unicellulaires, qui donnent une apparence ciliée aux graines toujours aplaties par pression réciproque (fig. 5, 11, Pl. VIII).

SECT. II. — **Nymphæanthe**. — *Racine*. — Écorce à cellules toutes disposées en files radiales; péricycle simple; 4-6 faisceaux libériens et ligneux.

Tige. — La tige souterraine est analogue à celle du précédent, mais la tige aérienne ou hampe florale diffère un peu. Elle a d'ailleurs été décrite plus haut, de même que celle du pétiole.

Feuille. — Épiderme toujours glabre et lisse, avec nombreux stomates à la face supérieure. Les plages modifiées se rencontrent dans toutes les espèces, à des degrés de différenciation variables; les sclérites ne diffèrent que par la grosseur du corps et la longueur de leurs ramifications.

Liparophyllum Hook.

Morph. ext. — Petite plante herbacée rampante, formant une sorte de gazon, à feuilles linéaires, entières, un peu charnues. Fleurs 5-mères, très petites, isolées, axillaires; calice à divisions linéaires; corolle presque rotacée avec des lobes indupliqués, à préfloraison valvaire. Étamines sagittées, insérées dans les sinus des lobes; ovaire uniloculaire avec un court style et un stigmate bilobé. Fruit sphérique indéhiscent, charnu. Graines lenticulaires à tégument dur, crustacé.

Hab. — 1 espèce des bords des lacs des régions montagneuses de la Tasmanie et de la Nouvelle-Zélande : *Lip. Gunnii.*

Morph. int. — Cette plante présente une souche courte, très petite, d'où partent quelques feuilles. Pétiole dont les faisceaux sont coalescents au centre; feuille linéaire assez épaisse, à tissu palissadique serré. Stomates aux deux faces.

TROISIÈME PARTIE

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

CHAPITRE PREMIER

RÉSUMÉ DES CARACTÈRES ANATOMIQUES GÉNÉRAUX DES GENTIANACÉES.

§ 1er. — Gentianoïdées.

Racine. — Structure primaire presque toujours *binaire*; *écorce caduque* jusqu'à l'*endoderme*, qui persiste généralement. Les cellules primitives de ce dernier épaississent leur paroi, s'allongent tangentiellement et prennent un nombre variable de *cloisons radiales secondaires. Liber* parenchymateux avec de petits îlots épars de fins tubes criblés, d'une grande épaisseur dans les racines tuberculeuses de certains *Gentiana* ou *Sweertia.*

Bois entièrement lignifié dans les petites racines ; souvent il subsiste des amas de parenchyme mou muni de tubes criblés vers la partie centrale ; ou bien, dans les grosses racines, les vaisseaux sont seuls lignifiés et le reste du parenchyme contient de *nombreux fascicules criblés intraligneux* (xylème criblé).

Tige. — *Épiderme* à cuticule toujours épaisse, lisse ou striée, parfois soulevée en *papilles courtes*, plus ou moins coniques, striées, et très rarement cloisonnées comme des poils. *Écorce* toujours primaire, lacuneuse, dont les parois se gélifient plus ou moins, ou subissent la transformation cornée. *Endoderme* à épaississements visibles, souvent imprégné de tannin.

Tissu mécanique cortical nul, sauf chez les Héliées et Tachiinées, où l'on rencontre d'ordinaire quelques cellules scléreuses corticales, ou quelques fibres péricycliques. *Liber* réduit généralement à un petit nombre d'assises de parenchyme, contenant des amas isolés de fins tubes criblés, qui parfois représentent seuls la région libérienne. *Bois* toujours très compact sans rayons médullaires, excepté chez plusieurs espèces d'Héliées et Tachiinées ; il présente deux zones distinctes : l'extérieure scléreuse et surtout mécanique, l'intérieure vasculaire. La zone parenchymateuse adjacente au bois du côté de la moelle renferme de nombreux amas de tubes criblés surnuméraires, qui constituent, avec la zone interne du bois, la région véritablement conductrice de la tige. *Moelle* presque toujours résorbée au centre après la floraison ; elle renferme souvent, pendant la jeunesse de la plante, des *fascicules criblés* ou même des *fascicules cribro-vasculaires* isolés.

Feuille. — *Épiderme supérieur* à cuticule épaisse, ridée ou striée, à parois recticurvilignes ou peu ondulées, avec pas ou peu de stomates, et fréquemment soulevées en papilles courtes, coniques, très rarement allongées en poils à 1-2 cloisons. *Épiderme inférieur* très ondulé, avec des stomates entourés de 3-4 cellules, dont 2 ou 3 plus petites, plus ou moins parallèles à l'ostiole.

Mésophylle lacuneux, à cellules arrondies ou irrégulièrement rameuses, bifacial ou à peu près homogène.

Calice et *corolle* munis de nectaires de forme variable, avec des épidermes fréquemment papilleux.

Anthères dont les parois sont le plus souvent constituées par du tissu mécanique, d'où les torsions fréquemment subies par ces organes après l'anthèse.

Ovaire à placentation pariétale, à déhiscence septicide, toujours uniloculaire, sauf chez quelques espèces de certains genres où les placentas forment une fausse cloison qui porte les ovules en sa partie centrale.

Ovules anatropes, horizontaux ou peu obliques, unitégu-

mentés, à funicule court, donnant des *graines* presque toujours arrondies, quelquefois lenticulaires par pression réciproque, à tégument crustacé, ridé, réticulé, dont les ornements prennent une apparence alvéolée ou mamelonnée. Toujours de l'albumen et un petit embryon droit.

Mucilage pectique. — Abondant dans la racine, le parenchyme cortical et la feuille.

Tannin très rarement localisé dans des cellules spéciales ; on peut le caractériser fréquemment dans l'endoderme ou l'assise sous-épidermique.

Oxalate de calcium en sable cristallin très fin, épars çà et là dans les cellules des divers parenchymes. Quelquefois le microscope permet de déceler de très petits octaèdres, ou de courts prismes droits isolés, ou même de petits paquets de fins prismes aciculaires, situés dans des cellules un peu mucilagineuses. L'étude de ce sable nécessite l'emploi de la lumière polarisée, car il est souvent impossible de le distinguer des plastides environnants, et ce n'est que très exceptionnellement qu'on le rencontre localisé dans des cellules spéciales, analogues à celles des Solanées.

La répartition de ce sable d'oxalate de calcium ne possède aucune valeur taxinomique. On le rencontre dans tous les genres, en quantité extrêmement variable suivant les espèces et probablement aussi selon les conditions d'existence de ces dernières.

Barodin a signalé l'absence de ces cristaux dans le sous-genre *Gentianella*; mais nos recherches infirment cette assertion ; ce caractère ne saurait être invoqué pour la division du genre *Gentiana*.

§ 2. — Ményanthoïdées.

Racine. — Faisceaux libériens et ligneux assez nombreux, jamais de formations secondaires ; écorce primaire à éléments arrondis, avec des lacunes irrégulières ; généralement pas de sclérites.

Tige. — Écorce avec de larges lacunes aérifères; faisceaux libéroligneux isolés ou réunis par du sclérenchyme, et présentant un accroissement secondaire très net; ils sont souvent protégés par des paquets de fibres très épaisses. Dans la plupart des espèces à feuilles nageantes (*Limnanthemum*), les faisceaux sont isolés dans le parenchyme, ramifiés et jamais réunis en cylindre central; nous avons vu que l'on considère cette anomalie de structure comme une adaptation de la plante à la vie aquatique.

Pétiole. — *Structure fasciculaire disjointe*, sauf chez les espèces à feuilles nageantes, dont le système conducteur présente la même disposition que dans la tige. On retrouve cependant d'une façon suffisamment nette la symétrie bilatérale.

Pédoncule floral. — Même structure que la tige, sauf chez les *Limnanthemum*, où l'on voit se reformer une sorte de cylindre central, par coalescence des faisceaux médians; il persiste généralement quelques petits faisceaux isolés vers la périphérie.

Feuille. — *Épiderme* lisse, parfois un peu mamelonné dans les espèces à feuilles dressées. *Stomates* aux deux faces, ou simplement à la face supérieure dans les espèces nageantes, entourés de 4-6 cellules aussi grandes que celles qui les avoisinent. Toutes les feuilles des Ményanthoïdées sont munies d'*hydathodes avec épithème et stomates aquifères*; on trouve de plus, à la face inférieure des feuilles des *Limnanthemum*, des plages épidermiques de cellules à parois rectilignes, et à contenu tannifère, dont le rôle est inconnu. Ce sont peut-être de simples réflecteurs de lumière. La feuille est l'organe de ces plantes qui contient le plus de *sclérites rameux*, *toujours lisses*, dont les branches sont surtout dirigées verticalement dans les lacunes. Ces sclérites abondent d'ordinaire autour des terminaisons vasculaires et à l'extrémité des pétioles, vers la base du limbe; ce sont les organes de défense de ces plantes marécageuses contre l'aplatissement de leurs tissus sous l'influence de la moindre dessiccation.

On ne rencontre jamais d'*Oxalate de calcium* chez les Ményanthoïdées.

CHAPITRE II

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ANATOMIQUES ET BIOLOGIQUES.

§ 1er. — Gentianoïdées.

Un des faits les plus intéressants à signaler dans l'anatomie de cette sous-famille est, sans contredit, *la présence du tissu criblé en dehors de la région libérienne normale*. On rencontre ce tissu : 1° au milieu du parenchyme ligneux de la racine, quand le bois de celle-ci n'est pas entièrement lignifié ; 2° dans toutes les tiges sans exception ; il est alors disposé en fascicules plus ou moins volumineux à la périphérie de la moelle au voisinage des trachées primaires ; 3° souvent sous forme d'îlots épars au milieu du tissu médullaire, quand celui-ci n'est pas résorbé ; 4° en petits amas inclus dans le bois de la tige, chez certaines espèces.

L'aspect du tissu libérien des Gentianoïdées est tout à fait constant ; ce sont toujours des amas de tubes criblés très étroits, plus petits que les cellules parenchymateuses avoisinantes, et provenant de foyers de multiplication localisés dans quelques-unes de ces dernières.

Les fascicules criblés intraligneux (xylème criblé de Chodat) prennent toujours naissance par la division ultérieure d'une ou plusieurs cellules issues normalement du cambium ; ils sont très abondants, surtout dans les grosses racines tuberculeuses de certains *Gentiana*, *Sweertia*, etc., et dans la tige des *Chironia*, *Orphium*, *Ixanthus*, etc. Ils ne résultent jamais du fonctionnement anormal du cambium, et ne peuvent pas non plus être comparés à ceux des *Strychnos*.

La structure du cylindre central de la tige des Gentianoïdées est parfaitement comparable dans tous les genres. L'écorce conserve toujours la structure primaire ; elle est

plus ou moins lacuneuse et formée de cellules à parois souvent mucilagineuses ou cornées. Le liber n'est généralement qu'une mince lame de tissu parenchymateux, dans laquelle on distingue çà et là des petits amas de tubes criblés très étroits, et il n'est pas rare de voir ce tissu réduit à ces seuls tubes criblés adossés du côté externe à l'endoderme, la lignification ayant atteint toute la région qui les entoure.

Nous avons insisté, dès la première partie de ce travail, sur la différenciation des éléments conducteurs dans le méristème terminal de la tige. Rappelons simplement que les tubes criblés naissent simultanément à la partie externe et interne de la bande de tissu procambial situé entre les zones corticale et médullaire. Les trachées se différencient ensuite, pendant que le reste du tissu se cloisonne tangentiellement; tout le parenchyme issu du fonctionnement de ce méristème donne d'abord peu à peu des vaisseaux secondaires à côté des trachées, puis il se lignifie brusquement, jusqu'aux amas de tubes criblés externes, et se transforme surtout en sclérenchyme ligneux.

L'anneau ligneux ainsi obtenu est donc surtout vasculaire dans la région interne, composé presque tout entier de sclérenchyme dans sa région externe. Il ne possède pas de rayons médullaires, et, de plus, il est compris entre deux bandes de tissu criblé, l'une généralement très réduite représentant le liber normal; l'autre composée d'amas souvent nombreux et volumineux, constitués par les tubes criblés périmédullaires.

L'absence de tout tissu de soutien dans l'écorce ou le péricycle se compense par la lignification profonde de la zone ligneuse extérieure dont le rôle est certainement surtout mécanique; il n'est dès lors pas étonnant de constater un développement plus considérable des amas criblés intérieurs au bois.

Les trachées primaires sont presque toujours dégagées de l'anneau ligneux compact, et constituent, avec les tubes

criblés périmédullaires, la partie réellement conductrice de la tige.

Néanmoins, nous avons vu que l'on rencontre aussi fréquemment des fascicules criblés au centre de la moelle, et que parfois même il s'y surajoute des trachées, qui font de ces formations complémentaires de véritables fascicules cribro-vasculaires.

Mais il est à remarquer que les plantes qui nous occupent deviennent fistuleuses aussitôt après la floraison ; toute la partie centrale médullaire se résorbe et avec elle disparaissent les formations conductrices surnuméraires. Ces dernières ne sont donc que temporaires, et l'on peut admettre que leur rôle consiste à compléter le système conducteur normal, pour permettre à ces plantes des hautes montagnes d'évoluer le plus rapidement possible. En effet, la belle saison des régions qu'elles habitent dure à peine quelques mois. Les conditions physiques d'existence sont sans aucun doute le plus grand facteur de cette particularité anatomique, et l'on doit remarquer que ces tubes criblés, chargés d'assurer la nutrition de la plante, sont parfaitement préservés par le sclérenchyme ligneux externe contre les variations brusques de la température.

Les formations conductrices surnuméraires consistent donc principalement en amas de tubes criblés, plus rarement en amas cribro-vasculaires. De ces formations, les unes peuvent être considérées comme *nécessaires* : ce sont les îlots de tubes criblés périmédullaires ; les autres, dont l'existence est *temporaire*, ne sont utiles à la plante que jusqu'à la floraison ; elles disparaissent par la résorption du tissu central de la moelle.

La réduction de la zone libérienne extérieure est surtout très grande dans les pédoncules floraux. Elle atteint son maximum dans la tige des espèces saprophytes sans chlorophylle (*Leiphaimées*, etc.). Chez certaines d'entre elles, en effet, le tissu conducteur se réduit à quelques amas cribro-vasculaires, situés à l'intérieur d'un anneau

scléreux à éléments ponctués, adossé à l'endoderme.

La feuille est remarquable par l'absence de poils et par son mésophylle toujours très lacuneux, et souvent à peu près homogène. Malgré les nombreux échantillons d'espèces diverses examinés, il nous a été impossible de trouver une relation entre les conditions physiques et la production de tissu palissadique. Des Gentianes du groupe *Acaulis* par exemple, croissant depuis plusieurs années dans des plaines, nous ont montré une structure tout à fait analogue à celles des montagnes.

La cuticule est généralement lisse ou striée, mais souvent la paroi des cellules épidermiques se soulève en une sorte de papille plus ou moins conique, presque toujours très peu élevée. Ces productions papilleuses sont surtout développées dans les Gentianées de l'Himalaya et du centre de la Chine; chez quelques *Sweertia*, l'*Orphium frutescens*, etc., elles peuvent atteindre une assez forte dimension et prendre 1-2 cloisons transversales, qui en font alors de véritables poils.

Le parenchyme foliaire est souvent mucilagineux, et d'ordinaire la membrane des cellules est très gonflable par l'eau. Ce mucilage pectosique est assez facile à mettre en évidence (fig. 3, Pl. II et III) par les réactifs ordinaires, même dans certaines espèces européennes (*G. pyrenaica*, *bavarica*, etc.); dans les Gentianées de la Chine, il existe en proportion considérable et rend souvent l'étude des échantillons d'herbier à peu près impossible.

D'autres fois, le parenchyme situé sur les bords du limbe devient transparent et corné, sans plastides à l'intérieur des cellules (sect. *Chondrophylla* du genre *Gentiana*). Cette gélification et cette transformation cornée ou cartilagineuse constituent vraisemblablement un moyen de protection à la feuille contre le froid ou les brusques variations de température.

L'ovaire est uniloculaire avec des placentas extrêmement variables, mais il présente souvent une modification pro-

fonde de son épiderme extérieur, qui se transforme en une assise glanduleuse particulière. Nous pensons que l'on peut rapprocher cette formation des productions nectarifères septales, étudiées récemment par M. Schniewind-Thies (1) chez les Monocotylédones. Cette différenciation des cellules épidermiques serait due à l'accolement intime du tube de la corolle avec la paroi ovarienne ; elle est très facile à étudier chez les *Chlora* et se rencontre dans un grand nombre de genres (fig. 21).

§ 2. — Ményanthoïdées.

L'étude qui précède nous montre qu'il faut séparer nettement ce groupe des Gentianées terrestres. Il n'existe plus chez elles de tubes criblés extralibériens ; les faisceaux libéroligneux sont disjoints dans le cylindre central et possèdent la structure ordinaire des Dicotylédones. Le tissu de soutien est représenté par des amas de fibres péricycliques et de fibres médullaires coiffant les faisceaux. Les tubes criblés sont larges et répartis sans ordre dans le liber ; on ne rencontre plus chez ce dernier les petits îlots épars de fins tubes criblés si caractéristiques du liber des Gentianoïdées.

Il faut cependant signaler, à la pointe des faisceaux conducteurs, l'existence d'un amas de parenchyme présentant la structure du parenchyme libérien, mais dépourvu de tubes criblés. Nous savons que Vesque considère cette formation comme l'équivalent des fascicules criblés périmédullaires des espèces terrestres de la famille. L'existence constante de ce parenchyme conducteur est le seul argument que l'on puisse invoquer en faveur de cette opinion ; cependant, il nous paraît extraordinaire que, dans aucune des espèces de cette sous-famille, on ne puisse signaler quelques détails de structure permettant de les rattacher anatomiquement aux Gentianoïdées.

(1) Schniewind-Thies, *Beiträge zur Kenntniss der Septal nectarien.* Iena. Gast. Fischer, 1897.

Toutes ces plantes possèdent les caractères anatomiques généraux des végétaux aquatiques. Toutefois, la course des faisceaux des tiges et pétioles de la plupart des *Limnanthemum* mérite une mention spéciale.

Le cylindre central s'y trouve en effet remplacé par un tissu fondamental très lacuneux, dans lequel courent de nombreux faisceaux, qui se ramifient latéralement et parfois s'anastomosent entre eux. Cette disposition vasculaire peut être considérée comme tout à fait comparable à la ramification des nervures des feuilles ; il nous paraît difficile d'en donner une explication biologique suffisante.

Une autre particularité de la feuille des Ményanthoïdées consiste dans la présence générale d'*hydathodes* avec épithème et stomates aquifères, situées à l'extrémité des nervures principales. On peut considérer, avec Haberlandt, ces productions spéciales comme des organes excréteurs d'eau, ou mieux encore comme des régulateurs de la pression de l'eau dans la plante.

Les sclérites rameux lisses se rencontrent dans les tiges et les feuilles de la majorité des espèces. On admet qu'ils ont pour but de protéger la plante contre la dessiccation. Ils sont surtout nombreux dans le pétiole, vers la base du limbe, et dans la feuille autour des cellules spiralées (réservoirs vasiformes) qui coiffent les terminaisons vasculaires des petites nervures.

Rappelons aussi les plages épidermiques modifiées de l'épiderme inférieur de la plupart des *Limnanthemum*, dont le rôle est complètement inconnu ; en coupe transversale, en face de ces plages, les cellules sont plus nombreuses, assez serrées, et la chlorophylle est en plus grande abondance dans les cellules du mésophylle qui se trouvent situées en face d'elles.

Peut-être pourrait-on les comparer à des sortes de lentilles destinées à recevoir les rayons solaires qui pénètrent dans l'eau ambiante, et à les concentrer sur les cellules chlorophylliennes. Un fait biologique vient à l'appui de cette

hypothèse : c'est que les algues parasites ainsi que les animaux qui viennent se fixer à la face inférieure de ces feuilles nageantes se rencontrent toujours sur ces plages. Ajoutons que ces formations peuvent exister sur les pétioles, quelquefois sur les rhizomes et jusque sur l'ovaire.

CHAPITRE III

AFFINITÉS DES GENTIANACÉES.

La famille des Gentianacées a été instituée en 1759 par B. de Jussieu, dans la plantation du jardin de Trianon, sous le nom *Gentianæ*. C'est Dumortier qui lui a donné le nom de *Gentianacées* en 1829. Étudiée depuis par de nombreux botanistes, elle comprend actuellement plus de 60 genres avec 750 espèces environ. Si l'on considère les relations morphologiques de ces plantes, on remarque qu'elles doivent être divisées en deux groupes tout à fait distincts : les *Gentianées* proprement dites et les *Ményanthées*. Ces dernières sont toutes des espèces vivant dans les marécages ou même dans les eaux courantes. Elles s'éloignent des premières par les feuilles isolées, la périgynie plus ou moins accentuée, l'ovaire indéhiscent, la conformation anatomique de leur racine et de leur tige, etc. On pourrait sans inconvénient détacher ce groupe des *Gentianacées*, pour en constituer la famille spéciale des *Ményanthacées*.

Dans tout l'exposé de nos recherches, nous avons toujours décrit séparément chacun des deux groupes, que nous avons considérés, avec Gilg, comme formant deux sous-familles : 1° *Gentianoïdées* (espèces terrestres); 2° *Ményanthoïdées* (espèces aquatiques ou palustres).

Étudions maintenant les affinités des genres dans chacune de ces sous-familles.

§ 1er. — Gentianoïdées.

Les comparaisons morphologiques sont souvent bien impuissantes pour permettre le partage des Gentianoïdées en sections. Dans les diverses classifications successivement proposées par Grisebach, Bentham et Hooker, Baillon, etc., nous pouvons remarquer des différences très considérables dues à ce fait que chacun de ces botanistes accordait une prépondérance trop grande à tel ou tel caractère morphologique. Gilg, plus récemment, a fait entrer dans la systématique de cette famille un nouveau facteur : c'est l'étude de la constitution du grain de pollen. H. Mohl (1) avait déjà décrit la structure du pollen des Gentianes, et Gilg a montré que cette étude microscopique peut donner d'excellents résultats pour la classification de cette famille.

La synthèse des résultats que nous a fournis l'étude anatomique de plus de 250 espèces, prises dans 48 genres, n'infirme en rien la classification de Gilg ; tandis qu'au contraire les autres méthodes rapprochent des espèces anatomiquement très éloignées.

Nous avons essayé de synthétiser les relations génériques en les exprimant par un graphique (p. 285), dans lequel se trouvent réunis les genres de Gentianoïdées que nous avons étudiés.

La tige des Gentianes est caractérisée, comme nous le savons, par une écorce qui reste toujours primaire, sans éléments mécaniques, et un bois très scléreux dans sa partie externe, compact et sans rayons médullaires. Ce caractère est à peu près absolu dans tout le groupe situé en dehors des *Héliées* et *Tachiinées* ; ces deux derniers genres s'éloignent anatomiquement du type *Gentiana* ; le tissu de soutien cortical ou péricyclique est représenté par des cellules scléreuses ou des fibres. Le bois contient des vaisseaux dans toute son étendue, et les rayons médullaires, bien que très lignifiés,

(1) H. Mohl, *in* Ann. Sc. nat., 2e série, III, p. 322.

s'y distinguent facilement. Les *Héliées* sont surtout caractérisées par leur pollen en tétrades.

Les *Rusbyanthées*, créées par Gilg, sont représentées par une seule espèce, que ses caractères anatomiques éloignent beaucoup des Gentianées ; elle ne se rattache aux *Exacum* que par l'ovaire nettement biloculaire ; mais nous avons déjà démontré le peu de valeur taxinomique de ce caractère, variable pour chaque genre et parfois même pour une seule espèce. En revanche, le liber ne montre jamais les petits îlots de fins tubes criblés si caractéristiques du reste de la famille ; dans cette plante, les tubes criblés sont, comme d'ordinaire, isolés dans le parenchyme. Le pollen ne présente pas de bandes d'amincissement de l'exine.

La présence de sable cristallin d'oxalate de calcium en grains isolés et la forme des stomates rapprochent ce *Rusbyanthus* des Gentianoïdées ; mais nous devons le considérer comme le genre le plus éloigné du type normal et reliant ces dernières, soit aux Solanées, soit aux Strychnées par les Spigéliées.

Les *Ixanthus* et *Crawfurdia*, d'ailleurs peu éloignés des *Chironiées* par leurs autres caractères, possèdent comme elles des îlots de tubes criblés intraligneux. Chez les *Crawfurdia*, ces îlots sont situés tout à fait à la périphérie du bois, et leur inclusion paraît due à la torsion de la tige de ces plantes volubiles. Chez les autres, les îlots sont profondément inclus ; ils correspondent fréquemment à la période automnale, et sont entourés d'éléments fortement lignifiés.

Notre figure schématique montre que le caractère tiré

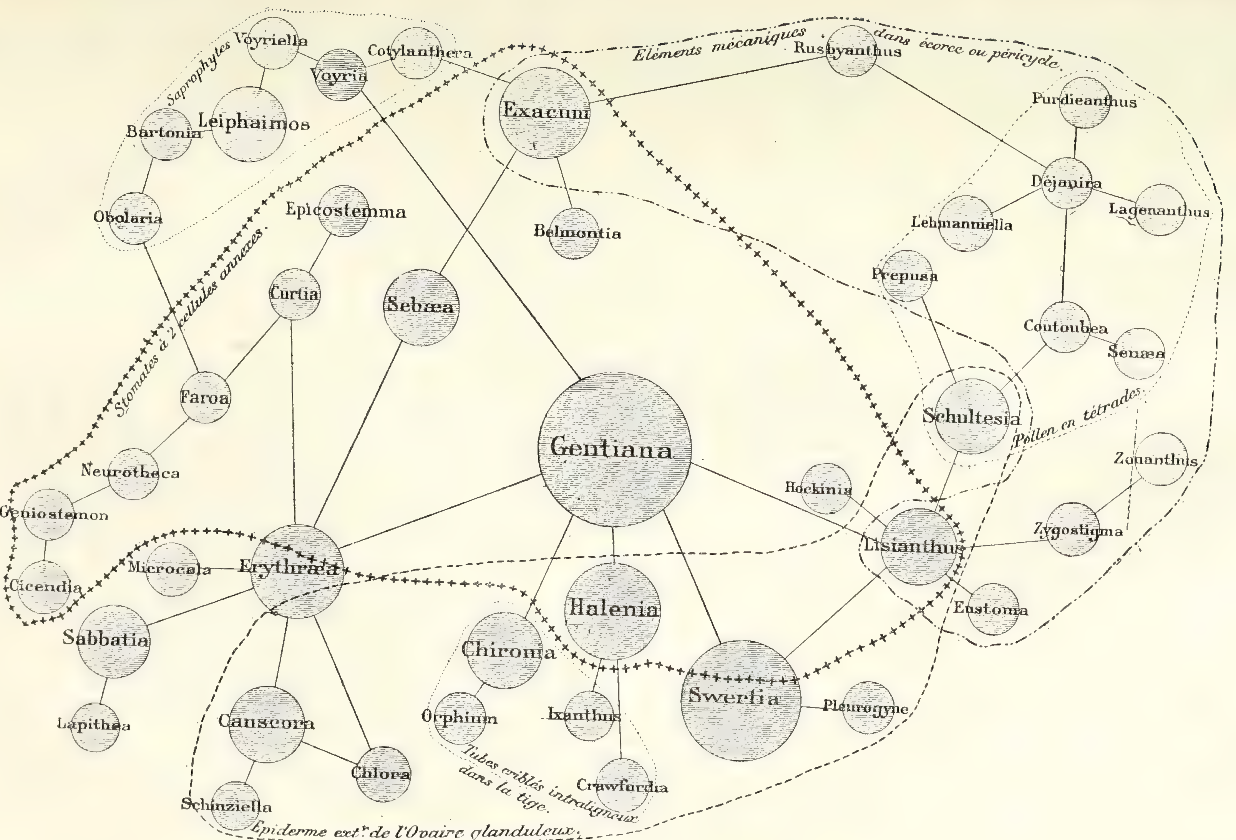
Fig. 29. — Graphique schématique exprimant les affinités des genres composant la sous-famille des Gentianoïdées.

a. Les cercles correspondant à chaque genre sont de cinq grandeurs différentes suivant l'importance numérique en espèces ; du plus petit au plus grand, ils représentent :

1° De 1 à 10 espèces ; 2° de 10 à 25 espèces ; 3° de 25 à 50 espèces ; 4° de 50 à 100 espèces ; 5° au delà de 100 espèces.

b. Les traits droits unissant les cercles indiquent des relations morphologiques et anatomiques très étroites ;

c. Les lignes sinueuses délimitent un ensemble de genres possédant une même particularité morphologique.


Saprophytes
Voyriella
Voyria
Cotylanthera
Leiphaimos
Bartonia
Obolaria
Exacum
Belmontia
Rusbyanthus
Éléments mécaniques dans écorce ou péricycle.
Purdieanthus
Déjanira
Lagenanthus
Lehmanniella
Prepusa
Coutoubea
Senæa
Epicostemma
Curtia
Sebæa
Stomates à 2 cellules annexes.
Faroa
Neurotheca
Geniostemon
Cicendia
Microcala
Erythræa
Gentiana
Schultesia
Pollen en tétrades
Zonanthus
Hockinia
Lisianthus
Zygostigma
Eustoma
Sabbatia
Lapithea
Chironia
Halenia
Swertia
Pleurogyne
Orphium
Ixanthus
Canscora
Chlora
Schinziella
Crawfurdia
Tubes criblés intraligneux dans la tige.
Epiderme extr. de l'Ovaire glanduleux.

du nombre des cellules annexes des stomates ne peut être invoqué dans la systématique des Gentianacées ; il en est de même pour la transformation glanduleuse de l'épiderme extérieur de la paroi ovarienne ; cette particularité doit s'étendre encore à d'autres genres d'Héliées et de Tachiinées dont nous n'avons pas eu, pour tous les genres, de fleurs en état suffisant pour l'étude.

Le groupe des Saprophytes constitue un ensemble de genres que les caractères anatomiques nous ont fait réunir, mais qui peuvent être rattachés aux autres groupes par leurs relations morphologiques. Cependant, la place des Voyriées et Leiphaimées n'est pas absolument certaine et la structure anatomique, soumise aux mêmes variations sous l'influence du saprophytisme, ne nous donne à cet égard aucune indication.

Dans toute la tribu des Gentianées, les affinités sont très grandes, et pour émettre une opinion certaine sur la valeur taxinomique des caractères tirés de l'anatomie, il faudrait se livrer à une étude monographique approfondie. Nous avons examiné suffisamment d'échantillons pour répéter qu'un semblable travail ne pourrait peut-être donner de résultats que s'il était répété sur des matériaux de provenances les plus diverses et d'origine parfaitement authentique ; on éliminerait de la sorte les chances d'erreur dues aux adaptations locales.

M. de Wettstein a pensé pouvoir exprimer les relations phylogénétiques des Gentianes de la sect. *Endotricha* Fröl. par l'étude de leur aire de dispersion géographique, jointe à celle de leur morphologie comparée. Cette intéressante tentative, nécessitant de longues et minutieuses recherches, peut certainement apporter au botaniste d'excellentes indications, mais ces études de classification spécifique sortent du cadre actuel de notre travail. Signalons cependant le fait curieux de l'*absence complète de tout représentant du genre Gentiana* dans l'Afrique.

On pourrait supposer que ce genre, qui paraît originaire

de l'Asie centrale, s'était répandu au nord de l'Amérique et en Europe ; refoulé plus tard par la période glaciaire, il n'aurait pas dépassé la zone méditerranéenne. A l'époque du retrait des glaciers, le genre *Gentiana*, s'adaptant aux nouvelles conditions d'existence, aurait alors donné naissance à la grande quantité de sous-espèces et de variétés dont les caractères sont d'autant moins tranchés qu'elles sont d'origine plus récente.

§ 2. — Ményanthoïdées.

Cette sous-famille, nettement séparée des Gentianoïdées, ne comprend que cinq genres parmi lesquels le genre *Nephrophyllidium*, créé par Gilg, est encore discuté par beaucoup de botanistes. L'espèce unique de ce genre, que nous avons eue sous le nom de *Villarsia crista-galli*, provient d'un envoi du Japon, fait par M. le professeur Ikeno ; elle ne possédait pas de fleurs. Au point de vue anatomique, elle se rapproche à la fois du genre *Menyanthes* et de certains *Villarsia* ; peut-être, si l'étude anatomique d'autres groupes de plantes aquatiques était bien connue, pourrait-on la rattacher à une autre famille.

Le *Menyanthes trifoliata*, répandu dans tout l'hémisphère boréal, est une espèce à caractères absolument constants, et la phytopaléontologie nous apprend qu'elle est probablement d'origine tertiaire ; elle constitue, à notre avis, le type ancestral de ce groupe. Certains *Villarsia* à long rhizome se rapprochent anatomiquement beaucoup du *Menyanthes* ; d'autres espèces de ce genre ont des caractères tout à fait analogues à ceux des *Limnanthemum* nageants.

Bien que l'adaptation ait, sans aucun doute, modifié profondément les caractères phylétiques des espèces de Ményanthoïdées, l'anatomie permet néanmoins de rattacher ces espèces les unes aux autres et de les réunir en un groupe bien distinct. On est étonné de n'en trouver aucune dont les caractères rappellent ceux des Gentianées propre-

ment dites ; il est possible que l'on soit plus tard amené à les séparer complètement de celles-ci, soit pour constituer une famille autonome, soit pour les rattacher à un groupe peut-être très éloigné d'elles dans la systématique actuelle.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe transversale de la tige de *Chironia peduncularis*, montrant la formation d'un îlot criblé intraligneux. — *end*, endoderme ; *fc*, fascicule criblé non encore inclus. — G = 450 d.

Fig. 2. — Portion de la moelle de *Gent. pneumonanthe*. — *fcm*, fascicule criblé médullaire ; *v*, trachées ; *cs*, cellule scléreuse. — G = 190 d.

Fig. 3. — Portion du bois d'*Orphium frutescens*. — *fc*, fascicule criblé intraligneux. — G = 190 d.

Fig. 4. — Ilot criblé médullaire dans la moelle de la base de la tige de *Gent. cruciata*. — G = 210 d.

Fig. 5. — Souche de *Sweertia perennis*. — *end*, endoderme ; L^1, liber primaire ; L^2, liber secondaire ; *c*, cambium ; *fcp*, fascicule criblé périmédullaire. — G = 210 d.

Fig. 6. — Portion du bois de la racine de *G. lutea*. — *v*, vaisseaux ; *pl*, parenchyme ligneux ; *fci*, fascicule criblé intraligneux. — G = 210 d.

PLANCHE II

Fig. 1. — Cellule de l'endoderme de *G. pyrenaica*. — G = 200 d.

Fig. 2. — Cellule de l'endoderme de *G. ternifolia*. — G = 200 d.

Fig. 3. — Tige jeune de *G. saxosa*. — *mu*, couche mucilagineuse ; *L*, liber ; Ms, méristème secondaire. — G = 320 d.

Fig. 4. — Jeune racine terminale de *G. lutea*. — *end*, endoderme. — G = 200 d.

Fig. 5. — Portion de coupe de racine âgée de *G. scabra*. — *Tc*, tubes criblés ; *L*, liber ; *C*, cambium ; *B*, bois. — G = 320 d.

Fig. 6. — Tige de *G. papillosa* ; *pc*, parenchyme cortical devenu corné ; *l*, liber ; *b*, bois. — G = 320 d.

PLANCHE III

Fig. 1. — Feuille de *G. lutea*. — *pc*, parenchyme chlorophyllien. — G = 80 d.

Fig. 2. — Feuille de *G. pneumonanthe*. — *cr*, cellules rameuses du parenchyme lacuneux. — G = 80 d.

Fig. 3. — Feuille de *G. pyrenaica*. — *mu*, mucilage. — G = 200 d.

Fig. 4. — Feuille de *G. Walujewii*. — *cr*, cellules rameuses. — G = 200 d.

Fig. 5. — Bord du limbe de la feuille de *G. quadrifaria*. — *pc*, parenchyme corné.

Fig. 6. — Bord corné du limbe de la feuille de *G. albescens*. — *p*, papilles épidermiques. — G = 200 d.

PLANCHE IV

Fig. 1. — Épiderme supérieur de la feuille de *G. pneumonanthe*. — G = 200 d.
Fig. 2. — Épiderme supérieur de la feuille de *G. punctata*. — G = 200 d.
Fig. 3. — Épiderme supérieur de la feuille de *G. lutea*. — G = 200 d.
Fig. 4. — Épiderme inférieur de la feuille très jeune de *G. coriacea* St-Lager. — G = 330 d.
Fig. 5. — Épiderme inférieur de la feuille de *G. pannonica*. — G = 200 d.
Fig. 6. — Stomate de *G. verna*. — G = 280 d.
Fig. 7. — Épiderme supérieur de *G. utriculosa*. — G = 200 d.
Fig. 8. — Épiderme supérieur sur le bord du limbe de la feuille de *G. albescens*, montrant, vues de face, les papilles épidermiques. — G = 200 d.
Fig. 9. — Coupe transversale des cellules épidermiques supérieures de *G. fastigiata*. — G = 200 d.
Fig. 10. — Coupe transversale de l'épiderme de la tige de *G. rubicunda*. — G = 200 d.
Fig. 11. — Épiderme de la tige de *G. Thunbergii*. — G = 200 d.
Fig. 12. — Épiderme de la tige de *G. papillosa*. — G = 200 d.
Fig. 13. — Épiderme de la tige de *G. fastigiata*. — G = 200 d.
Fig. 14. — Épiderme de la tige de *G. linoides*. — G = 200 d.
Fig. 15. — Épiderme supérieur de la feuille de *G. linoides*, montrant les émergences épidermiques vues de face.

PLANCHE V

Fig. 1. — Tige de l'*Exacum tetragonum*, montrant les îlots criblés inclus à la partie interne de l'anneau ligneux. — *fcl*, fascicule criblé du liber; *fcs*, fascicule criblé périmédullaire ; *M*, moelle. — G = 80 d.
Fig. 2. — Tige jeune d'*Erythræa Centaurium* montrant la différenciation des tubes criblés, *fcs*, dans les éléments parenchymateux qui avoisinent les trachées. — G = 200 d.
Fig. 3. — Tige de *Microcala filiformis*. — G = 200 d.
Fig. 4. — Tige de *Cicendia pusilla*. — G = 200 d.
Fig. 5. — Portion de coupe de racine de *Sweertia connata*, montrant les deux endodermes. — G = 200 d.

PLANCHE VI

Fig. 1. — Feuille de *Sebæa orata*. — G = 200 d.
Fig. 2. — Tige de *Sweertia Delavagi*, montrant un parenchyme cortical corné, le liber réduit à quelques îlots de tubes criblés, *fll*, et le bois s'appuyant fréquemment sur l'endoderme, *end*. — G = 200 d.
Fig. 3. — Feuille de *Microcala filiformis*. — G = 200 d.
Fig. 4. — Épiderme supérieur de la feuille d'*Exacum macranthum*.
Fig. 5. — Épiderme supérieur, au bord du limbe foliaire, d'*Halenia sibirica*.
Fig. 6. — Épiderme supérieur de la feuille d'*Erythræa Centaurium*.
Fig. 7. — Épiderme supérieur de la feuille de *Sweertia* sp. ? de la Chine.
Fig. 8. — Épiderme de la tige de la feuille de *Sweertia* sp. ? — G = 200 d.
Fig. 9. — Coupe de l'épiderme supérieur de la feuille de *Sweertia Griffithsii*.

Fig. 10 et 11. — Poils que l'on peut rencontrer chez l'*Orphium frutescens* et quelques *Sweertia* de la Chine.

PLANCHE VII

Fig. 1. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire dans le pétiole du *Menyanthes trifoliata.*
Fig. 2. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire chez le *Limn. Nymphoides.*
Fig. 3. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire dans la gaine foliaire de *Vill. lasiosperma.*
Fig. 4. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire dans le pétiole de *Vill. lasiosperma.*
Fig. 5. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire dans la tige de *Limn. Humboldtianum.*
Fig. 6. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire dans le pétiole de *Limn. Humboldtianum.*
Fig. 7. — Figure schématique montrant la disposition du système fasciculaire dans le pédoncule floral de *Limn. Humboldtianum.*
Fig. 8. — Coupe transversale de la feuille de *Men. trifoliata.*
Fig. 9. — Parenchyme lacuneux de la tige de *Limn. Nymphoides.*
Fig. 10. — Épiderme supérieur de la feuille de *Men. trifoliata.*

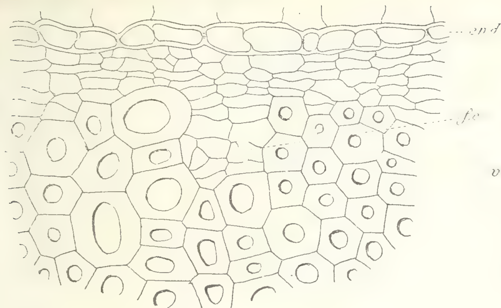
PLANCHE VIII

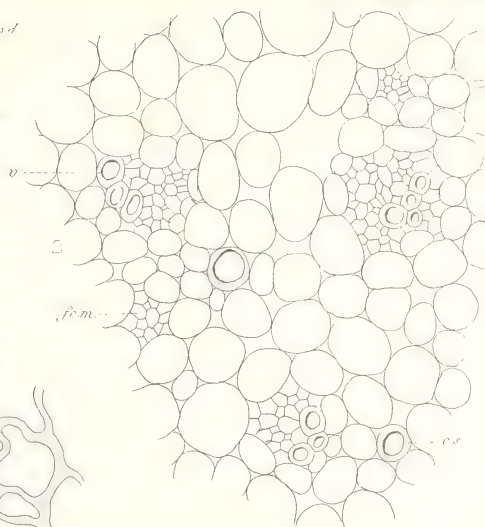
Fig. 1-2. — Coupes schématiques de la graine de *Limn. Nymphoides.*
Fig. 3. — Terminaison vasculaire dans la feuille de *Vill. parnassifolia.* — *cs*, cellules spiralées (réservoirs vasiformes de Vesque). — G = 220 d.
Fig. 4. — Coupe schématique de l'ovaire de *Limn. Nymphoides.*
Fig. 5. — Coupe schématique de la graine de *Limn. Nymphoides,* montrant le faisceau libéroligneux entourant entièrement la graine.
Fig. 6. — Coupe schématique de l'ovaire de *Men. trifoliata.*
Fig. 7. — Coupe transversale, passant par l'anneau libéroligneux du rhizome de *Nephrophyllidium crista-galli.* — *sc*, sclérenchyme ; *L*, liber ; *B*, bois ; *ps*, parenchyme conducteur surnuméraire (parenchyme séreux de Vesque).
Fig. 8. — Tégument âgé de la graine de *Limn. Nymphoides* vu de face.
Fig. 9. — Tégument jeune de la graine de *Limn. Nymphoides.*
Fig. 10. — Pédoncule floral de *Limn. Humboldtianum.* Deux faisceaux libéroligneux sont accolés au centre, et un troisième n'est séparé que par 1-2 assises de cellules parenchymateuses. — *fll*, faisceau libéroligneux ; *sc*, sclérite étoilé lisse. — G = 330 d.
Fig. 11. — Bord de la graine aplatie du *Limn. Nymphoides.* — *fll*, faisceau libéroligneux. — G = 100 d.

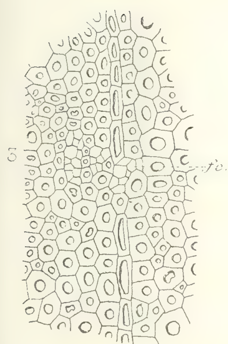
PLANCHE IX

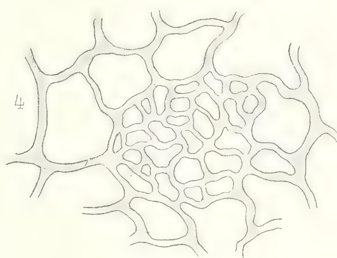
Fig. 1. — Faisceaux libéroligneux accolés au centre de la tige florifère de *Limn. Humboldtianum.* — *L*, liber ; *pcs*, parenchyme conducteur surnuméraire.
Fig. 2. — Feuille de *Limn. Nymphoides.* — *p*, plage épidermique modifiée. — G = 150 d.

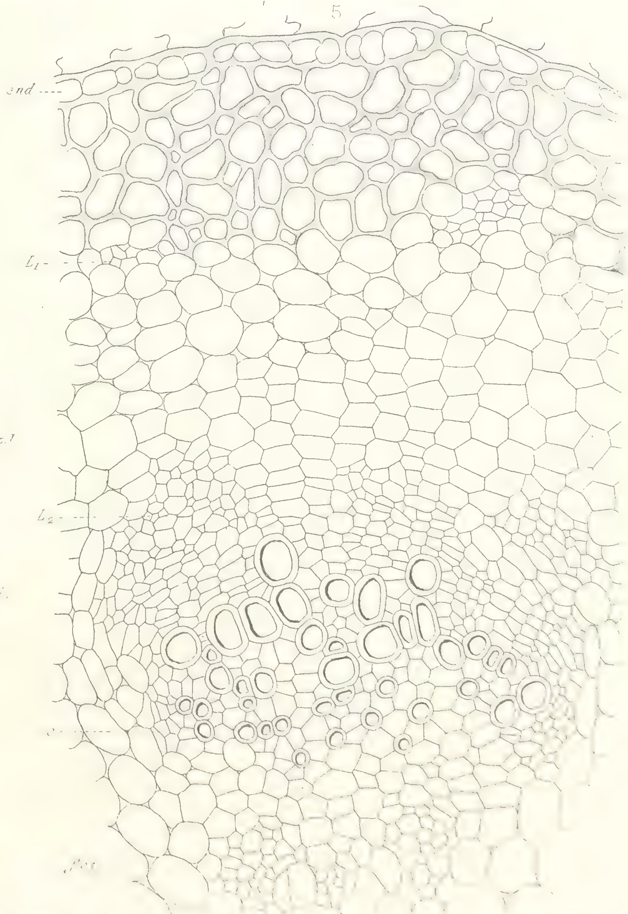
Fig. 3. — Racine de *Limn. indicum.* — *e*, écorce. — G=80 d.
Fig. 4. — Épiderme jeune de la feuille de *Menyanthes trifoliata.*
Fig. 5. — Faisceau libéroligneux de la tige de *Limn. Nymphoides.* — *end*, endoderme ; *p*, péricycle ; *c*, cambium ; *pcs*, parenchyme conducteur surnuméraire.
Fig. 6. — Quelques cellules de diaphragmes transversaux de *Limn. lacunosum*, vues de face.
Fig. 7. — Lacunes aérifères de *Limn. lacunosum* en coupe longitudinale, montrant un diaphragme transversal et les sclérites rameux dont les branches sont orientées longitudinalement.

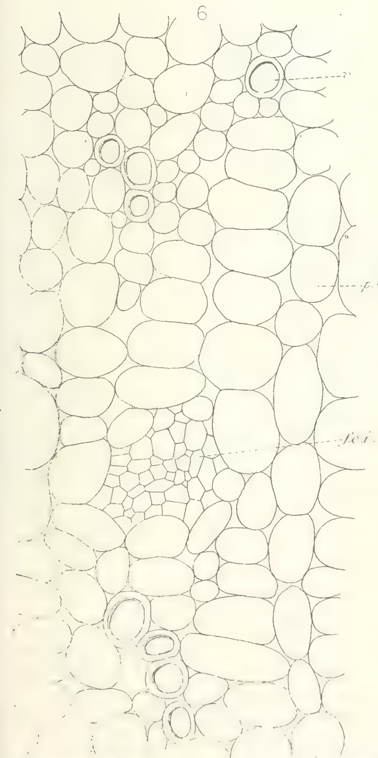






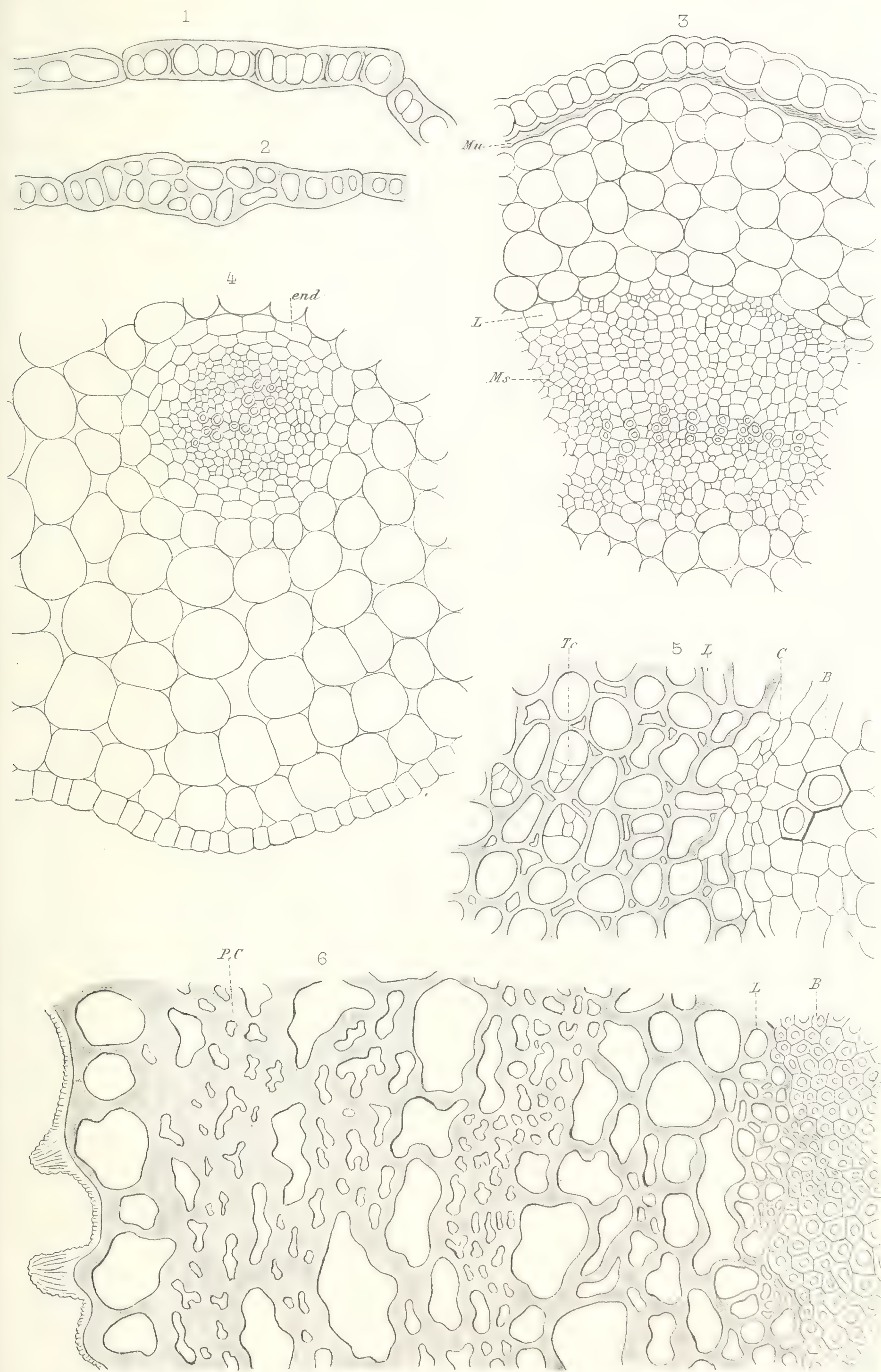






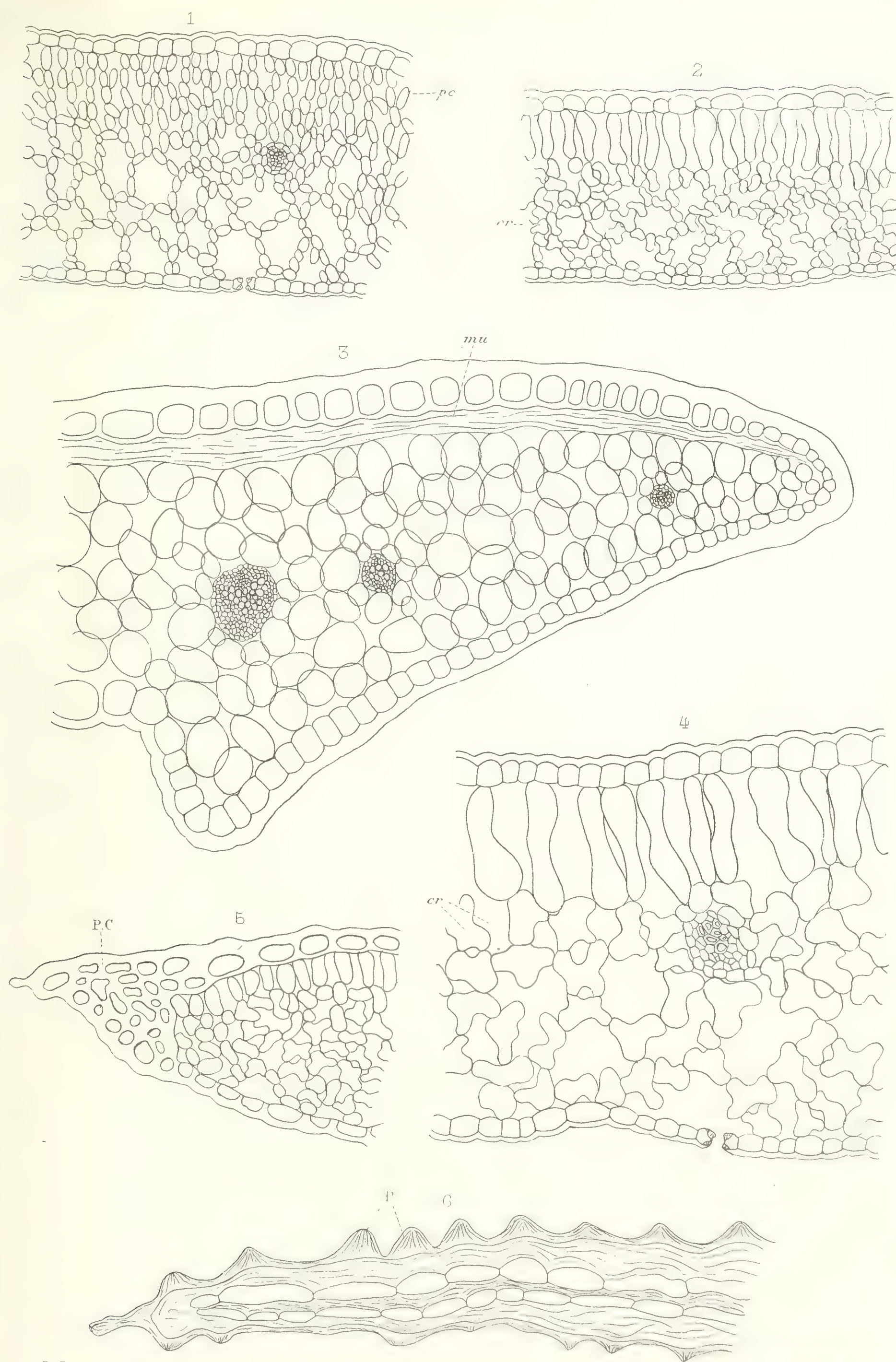
Imp. Geradin ... Paris

ANATOMIE DES GENTIANACÉES



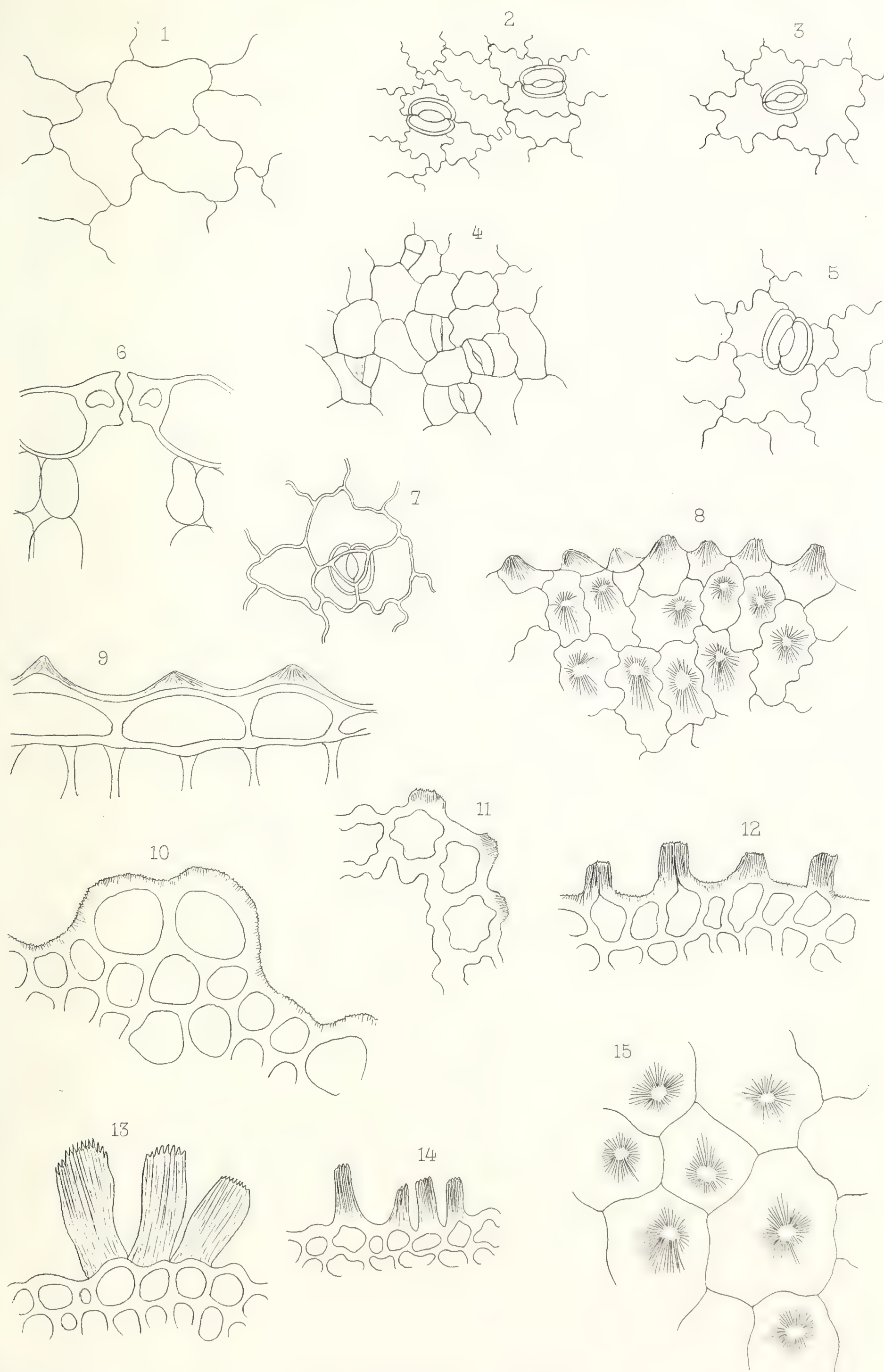
E. Perrot del. Imp. Gérardin, Nicolle et Cie Paris. E. Bonard sc.

ANATOMIE DES GENTIANACÉES



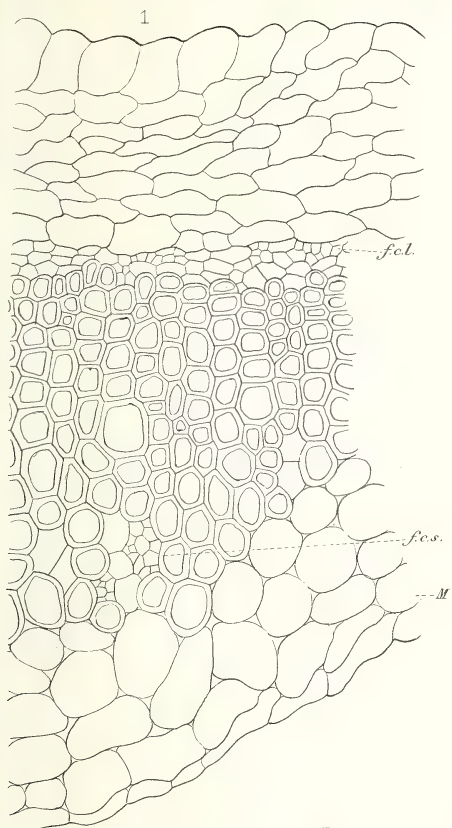
E. Perrot del. Imp. Gérardin, Nicolle et Cie Paris

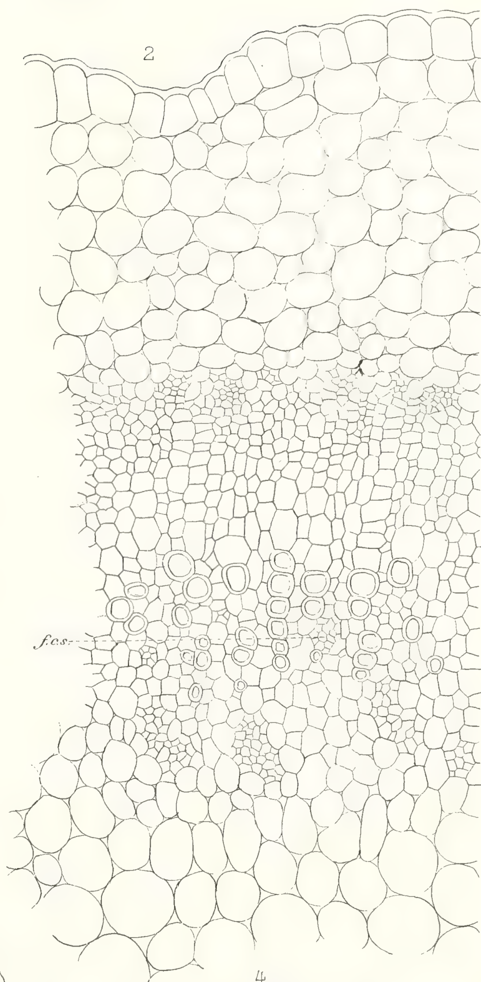
ANATOMIE DES GENTIANACÉES

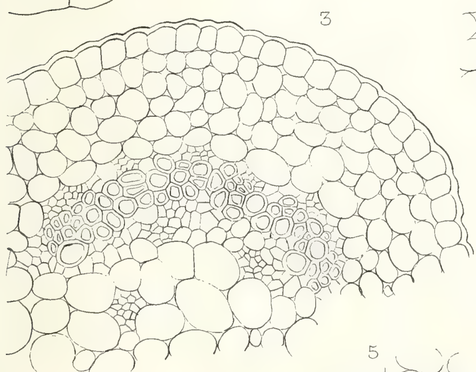


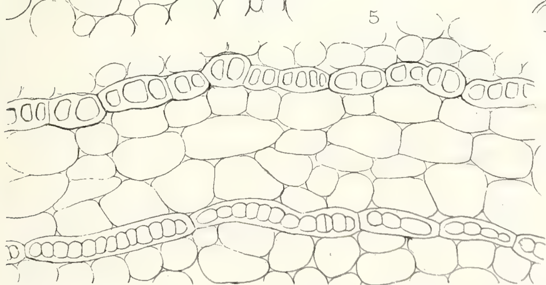
E. Perrot del. Imp. Gérardin, Nicolle et Cie Paris. E. Bonard sc.

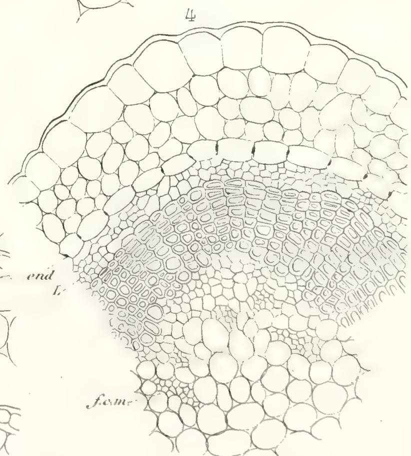
ANATOMIE DES GENTIANACÉES





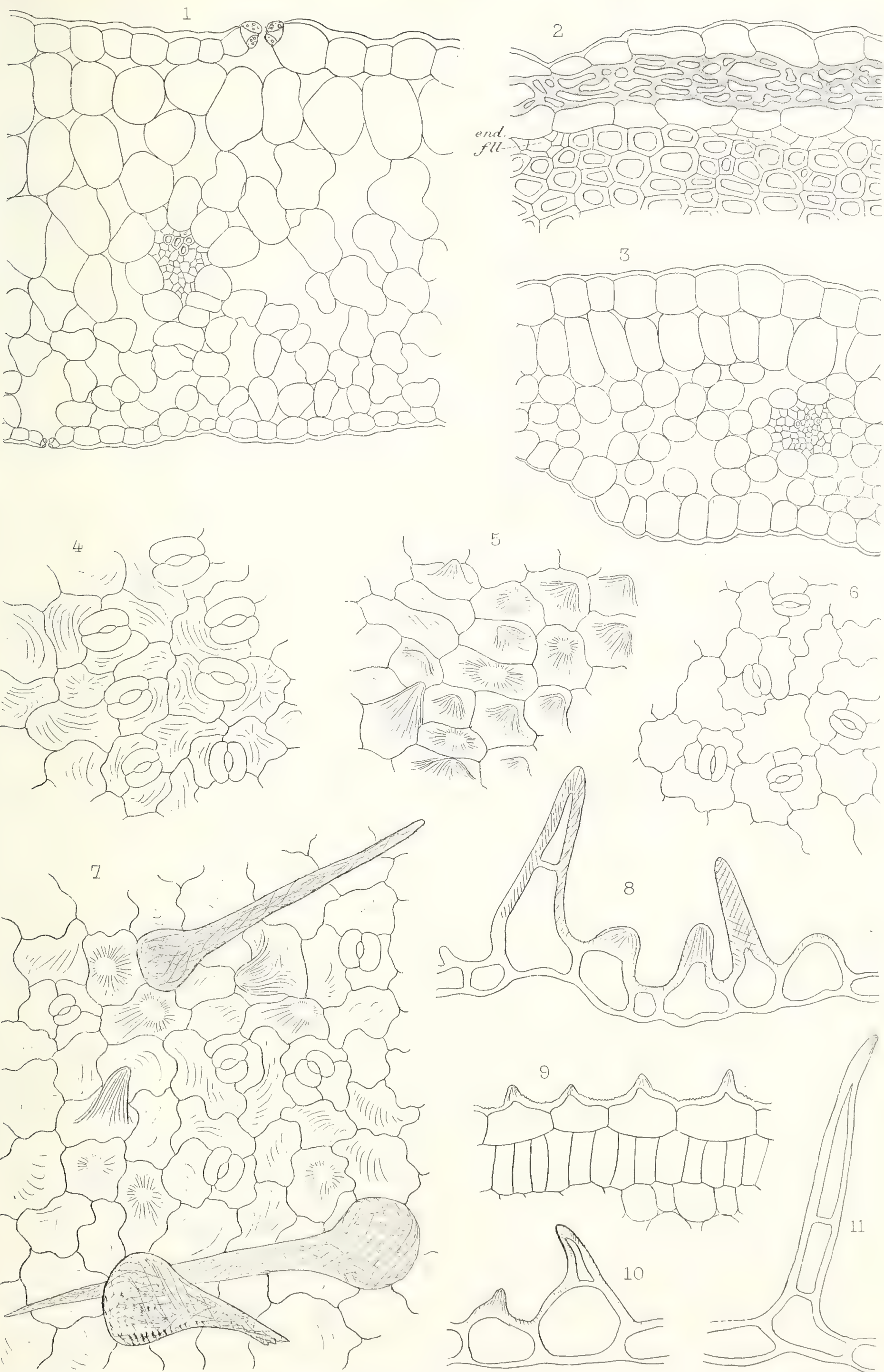






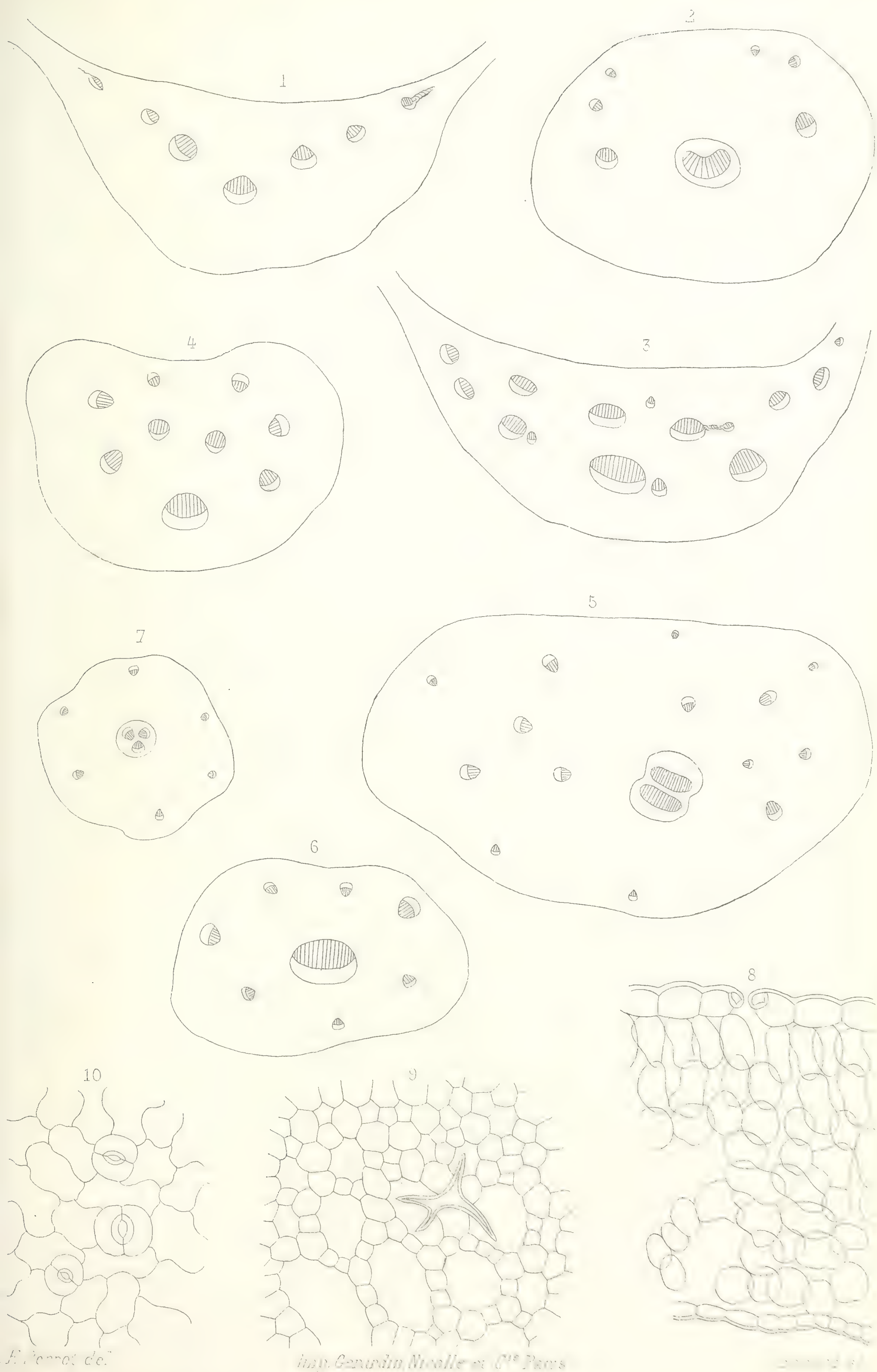
E. Perrot, del. Imp. Gérardin, Nicolle et Cie. Paris. E. Bonard sc.

ANATOMIE DES GENTIANACÉES



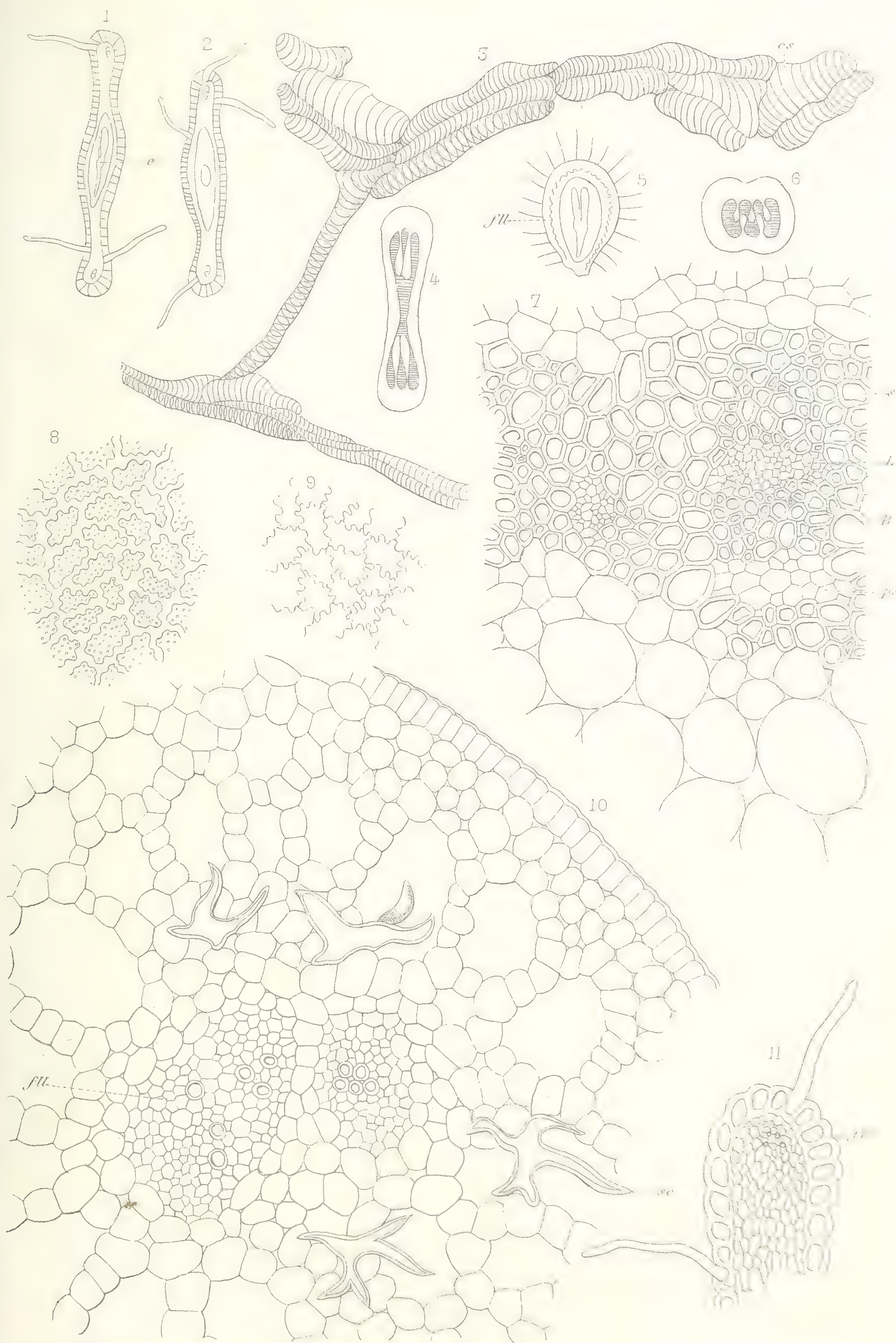
E. Perrot del. Imp. Gérardin, Nicolle et Cie Paris. E. Bonard sc.

ANATOMIE DES GENTIANACÉES



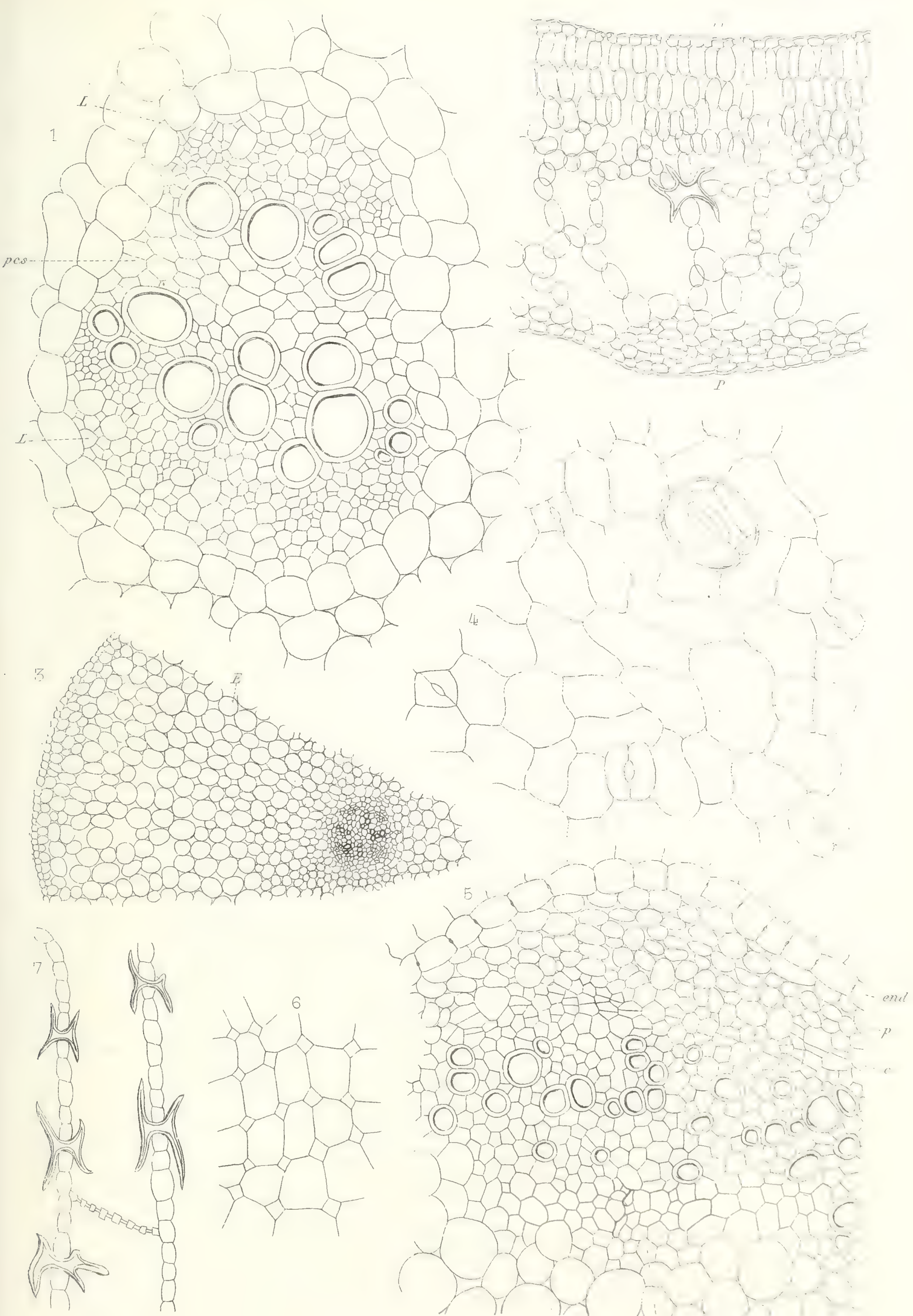
E. Perrot del. — Imp. Geny-Gros, Nicolle et Cie Paris

ANATOMIE DES GENTIANACÉES



E. Perrot. del. Imp. Gérardin. Nicolle et Cie Paris. E. Bonard. sc.

ANATOMIE DES GENTIANACÉES



E. Perrot. del. Imp. Gérardin. Nicolle et Cie Paris.

ANATOMIE DES GENTIANACÉES

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LA

SYMÉTRIE DES RAMEAUX FLORAUX

Par M. Hilaire RICOME.

INTRODUCTION

Dans ses *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires*, M. Van Tieghem (1) s'exprime ainsi : « Tandis que l'axe végétal, dans les deux parties, racine et tige, qui le constituent, est tout entier symétrique par rapport à une droite, l'appendice (la feuille) n'est symétrique que par rapport à un plan. » La racine et la tige sont caractérisées par la présence de plusieurs faces semblables et de plusieurs plans de symétrie rayonnant autour de l'axe ; leur structure est dite multilatérale et leur symétrie radiaire. Dans la feuille, il existe deux faces dissemblables et un seul plan de symétrie perpendiculaire aux deux faces ; la structure est dorsiventrale et la symétrie bilatérale.

Les faits accumulés, dans ces dernières années, par les observateurs, sont venus confirmer la généralité de cette loi de la structure, établie par M. Van Tieghem. Les dispositions exceptionnelles que l'on a décrites apparaissent si nettement comme de simples déformations de la structure typique que les auteurs les ont constamment considérées

(1) Van Tieghem, Ann. des Sc. natur. Bot., 1870-1871, 5e série, t. XIII, p. 13.

comme des perturbations de l'organisation normale, dont il fallait déterminer les causes.

M. Frank (1), par exemple, a signalé une exception remarquable. Tandis que les branches dressées du *Thuja occidentalis* ont plusieurs faces semblables, les branches horizontales ou obliques présentent, au contraire, une organisation nettement dorsiventrale. Le rameau est aplati et porte quatre rangs de feuilles. Les feuilles latérales sont repliées de façon à avoir une moitié appliquée sur la face supérieure du rameau et une moitié appliquée sur la face inférieure. L'ensemble, constitué par le rameau et ses feuilles, forme un tout concrescent. La dorsiventralité porte sur cet organe complexe. Tout ce qui est tourné vers le haut (tige et feuilles), contient du tissu palissadique; tout ce qui est tourné vers le sol est couvert de stomates. Il en résulte que les feuilles insérées sur la face supérieure n'ont pas la même constitution que les feuilles de la face inférieure. Quant aux feuilles latérales, elles sont formées de deux moitiés dissemblables; une moitié est palissadique, l'autre moitié est stomatifère. La tige a une organisation dorsiventrale. Il s'agit ici, il est vrai, d'une tige intimement unie aux feuilles qu'elle porte.

En retournant le rameau, sans le détacher de la plante mère, M. Frank obtient un renversement de structure; les palissades se forment sur la face actuellement tournée vers le haut, et les stomates sur la face tournée vers le sol. M. Frank en conclut que la dorsiventralité du *Thuja* semble devoir être attribuée à l'action de la lumière.

Il y avait lieu de se demander s'il s'agit là d'un cas exceptionnel, si l'organisation dorsiventrale n'existe pas dans d'autres tiges. J'ai pensé que le phénomène devait se manifester de préférence dans les tiges à écorce épaisse.

Pour cette raison, j'ai étudié les rameaux d'inflorescence, dont un des caractères particuliers est la grande

(1) Frank, *Ueber das Einfluss des Lichtes auf den ollateralen Bau der symmetrischen Zweigen von* Thuja occidentalis (Jahrb. für wiss. Bot., Bd IX).

épaisseur de l'écorce. Nous verrons que la dorsiventralité y existe fréquemment et qu'elle est souvent accompagnée d'une disposition bilatérale du cylindre central.

Il y avait lieu de rechercher aussi l'influence des agents extérieurs sur cette organisation. Dans les expériences que j'ai entreprises, j'ai constaté non seulement l'influence de la lumière, mais encore celle de la pesanteur. J'exposerai aussi quelques recherches physiologiques sur l'assimilation du carbone par les rameaux dorsiventraux.

Ce travail est divisé en quatre parties :

I. Historique.

II. Observations.

III. Expériences.

IV. Conclusions.

I. — HISTORIQUE

1. *Dorsiventralité des tiges.*

De nombreuses exceptions à la symétrie normale de structure ont été décrites.

Les couches ligneuses annuelles des arbres ne sont pas uniformément épaisses. Il arrive fréquemment que l'anneau ligneux est plus développé d'un côté que de l'autre. Après Léonard de Vinci, Aug. Pyr. de Candolle (1) et Treviranus (2) en ont signalé des exemples.

Mais c'est Carl Schimper qui le premier a attiré l'attention sur le phénomène (1854). Dans les branches inclinées sur l'horizon, le bois est plus épais, tantôt vers le haut, tantôt vers le bas. Il y a *épinastie* dans le premier cas, *hyponastie* dans le second. La dorsiventralité se manifeste donc même dans le cylindre central.

Des cas analogues sont décrits par Hofmeister (3), par M. Wiesner (4) et par M. Kny (5).

M. Wiesner (6) substitue aux termes employés par Schimper les mots de *épitrophie* et de *hypotrophie*, pour éviter la confusion avec des faits d'un tout autre ordre. Plus

(1) Aug. Pyr. de Candolle, *Physiologie végétale*, 1832.

(2) Treviranus, *Physiologie der Gewächse*, 1835.

(3) Hofmeister, *Allgemeine Morphologie der Gewächse* (Leipzig, 1868).

(4) Wiesner, *Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter* (Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd LVIII, 1868).

(5) Kny, *Ueber die Zenithwärths gerichtete Verschiebung der Achselknospen an den Seitenzweigen, mehrere Holzgewächse und die Beziehung dieser Erscheinung zur Schwerkraft* (Sitzungsb. d. ges. natur. Freunde zu Berlin, 1876) et *Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen* (Berlin, 1882).

(6) Wiesner, *Biologie* (Wien, 1889).

tard, l'auteur (1) suit la marche du phénomène. Dans les rameaux inclinés des Conifères, le bois est plus développé du côté inférieur. Dans beaucoup de Dicotylédones ligneuses, le bois est d'abord plus épais en haut, mais l'épaisseur ne tarde pas à devenir plus grande en bas. Le bois est donc généralement hypotrophe.

L'inégal développement ou *hétérotrophie* du bois n'est habituellement pas accompagné d'un inégal développement de l'écorce. Cependant, en 1868, M. Wiesner montre que, dans le Marronnier, l'écorce et le bois sont en même temps hypotrophes. Dans le Tilleul et les Anonacées (2), les deux régions sont en même temps épitrophes.

La dorsiventralité se manifeste aussi par des caractères extérieurs.

Les feuilles portées par un rameau incliné peuvent présenter des différences de dimensions. Leur grandeur dépend de leur insertion en haut ou en bas. Ce phénomène prend le nom d'*anisophyllie* (3).

M. Wiesner (4) a établi que la ramification des tiges est parfois inégale. Dans certaines inflorescences, les branches nées du côté extérieur d'un rameau sont plus développées que les branches du même rameau nées du côté de l'axe général. C'est ce que l'auteur appelle de l'*exotrophie*.

En 1895, M. Wiesner (5) résume les faits connus. Il donne le nom de *trophies* (Trophieen) à tous les phénomènes d'inégal développement des tissus et des organes, qui dépendent de la position de l'organe considéré. Par position, il faut entendre à la fois l'orientation de l'organe dans l'espace

(1) Wiesner, *Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane* (Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch., Bd CI, 1892), et Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd X, 1892.

(2) Wiesner, Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd XII, 1894.

(3) Wiesner, *loc. cit.*, 1868. — Gœbel, Bot. Zeit., 1880. — Weisse, Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd. XIII, 1895.

(4) Wiesner, *Vorlaüfige Mittheilung über die Erscheinung der Exotrophie* (Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd XIII, 1895).

(5) Wiesner, *Ueber Trophieen nebst Bemerkungen über Anisophyllie* (Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd XIII, 1895).

et son insertion sur la plante mère. L'auteur distingue des trophies spontanées (spontane) et des trophies acquises (paratonische, receptive). Ces dernières sont sous la dépendance des agents extérieurs.

2. *Influence de la lumière.*

On s'est demandé quelle était l'influence des agents extérieurs sur la structure des végétaux.

L'action de la lumière sur les organes et les tissus végétaux a été l'objet de nombreuses recherches.

Dès 1837, Dutrochet (1) montre les relations qui existent entre la distribution de la lumière et la structure des feuilles.

M. Wiesner (2) établit que la lumière trop intense détruit la chlorophylle, et indique quelques dispositions que présentent certaines plantes pour protéger la substance verte.

M. Frank (3) obtient, comme nous l'avons vu, le renversement de l'organisation dorsiventrale du *Thuja* par simple retournement du rameau, et attribue le phénomène à l'action de la lumière.

Des nombreux mémoires de M. Stahl (4), il résulte que le tissu palissadique se développe mieux au soleil qu'à l'ombre.

D'après M. Haberlandt (5), le tissu palissadique est, avant

(1) Dutrochet, *Mémoire pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des animaux et des végétaux*, t. II, 1837.

(2) Wiesner, *Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls* (Festschrift d. zool. bot. Ges., Wien, 1876) et *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze* (Wien, 1877).

(3) Frank, *loc. cit.*, et *Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen* (Leipzig, 1880).

(4) Stahl, *Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchym* (Bot. Zeit., Bd XXXVIII, 1880). *Ueber den Einfluss der Beleuchtung auf das Wachsthum der Pflanzen* (Sitzungsb. d. Ienaische Ges. f. med. und naturwiss., 1882). *Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Blätter* (Ienaische Zeitschr. f. naturw., Bd XVI, 1883).

(5) Haberlandt, *Vergleichende Anatomie des Assimilationsgewebesystems* (Jahrb. für wiss. Bot., Bd XIII, 1881).

tout, destiné à favoriser le transport des matières nutritives élaborées par la plante.

M. Pick (1) signale la présence de palissades du côté le plus éclairé sur des tiges dont les feuilles sont rares. La lumière accentue le caractère palissadique ; mais c'est l'hérédité qui joue le principal rôle dans la structure de ce tissu. La lumière manifeste surtout son action en orientant les cellules palissadiques.

M. Dufour (2), à la suite d'expériences comparatives entre des plantes ayant poussé les unes au soleil, les autres à l'ombre, étudie la structure des feuilles et énonce les conclusions suivantes : La plante prend un développement bien plus considérable au soleil qu'à l'ombre. L'épiderme est plus développé au soleil, les cellules sont plus hautes, la cuticule plus épaisse. Les palissades sont mieux caractérisées et la chlorophylle est plus abondante. Les vaisseaux sont plus nombreux et plus larges. Le sclérenchyme et le collenchyme se différencient davantage. Enfin, les canaux sécréteurs sont plus grands.

M. Gaston Bonnier (3) arrive à des résultats analogues en cultivant des plantes à la lumière électrique, établissant ainsi qu'une source lumineuse artificielle produit des effets comparables à ceux de la radiation solaire.

Enfin, la lumière favorise, d'après Douliot (4), le développement du périderme, quand celui-ci est épidermique ou sous-épidermique.

Des recherches expérimentales ont été faites concernant les caractères extérieurs de la dorsiventralité. On sait que les tiges du Lierre portent des racines adventives sur la face

(1) Pick, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestallt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes* (Botan. Centralblatt, Bd XI, n°s 37 et 38, 1882).

(2) Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles* (Paris, 1887).

(3) Gaston Bonnier, *Recherches sur l'anatomie expérimentale des végétaux* (Paris, 1895).

(4) Douliot, *Recherches sur le périderme* (Ann des Sc. nat., 7e série, t. X, 1889).

appliquée contre le support, et que les feuilles se relèvent du côté de la lumière. M. Sachs (1) redresse une de ces tiges et expose à la lumière la face à racines. La tige s'incurve en s'éloignant de la source lumineuse, les feuilles s'orientent vers le côté éclairé, les racines naissent sur la face opposée, c'est-à-dire sur la face qui en était dépourvue. La polarité est donc changée.

M. Kolderup Rosenvinge (2) cite des cas de dorsiventralité extérieure dans des tiges orientées verticalement. C'est ainsi que, dans la Fève, les inflorescences, quoique nées sur deux rangées opposées, s'inclinent toutes du même côté. L'anisophyllie des rameaux inclinés du *Centradenia floribunda* est renversée par la lumière agissant en sens inverse. Ailleurs, la lumière, impuissante à produire un renversement, détermine l'orientation de la disposition dorsiventrale (*Fagus silvatica*, etc.).

3. *Influence de la pesanteur.*

Si l'action de la lumière sur les végétaux est connue, l'influence des autres agents, et notamment de la pesanteur, est demeurée plus obscure.

M. Wiesner (3) et Hofmeister (4), M. K. Rosenvinge (5) ont montré l'influence de la pesanteur sur l'anisophyllie.

Hugo von Mohl (6), Hofmeister (7), M. Ortenblad (8) et M. Wiesner (9) admettent une action directe de la pesan-

(1) Sachs, *Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile* (Arbeiten d. bot. Inst. Würtzburg, Leipzig, Bd II, 1882).

(2) K. Rosenvinge, *Undersögelser over ydre Faktorers Indflydelse paa Organdannelsen hos Planterne*, 1888, et *Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes* (Rev. gén. Bot., t. I, 1889).

(3) Wiesner, *loc. cit.*, 1868.

(4) Hofmeister, *loc. cit.*, 1868.

(5) K. Rosenvinge, *loc. cit.*, 1889.

(6) Hugo von Mohl, *Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln* (Bot. Zeit., 1862).

(7) Hofmeister, *loc. cit.*, 1868.

(8) Ortenblad, *Om excentrisk hillvaxt hos träden* (Tildskrift for Skogshushalbung, 1884).

(9) Wiesner, *loc. cit.*

teur sur les phénomènes d'hétérotrophie. M. Kraus (1) déclare que la pesanteur n'a qu'une influence indirecte, en modifiant la tension interne des tissus. Pour M. Sachs (2), la tension transversale joue un grand rôle. Enfin, M. Detlefsen (3) fait intervenir la différence de tension transversale entre le bois et l'écorce, provoquée par la courbure de la branche. La pesanteur n'agit pas directement.

En 1882, M. Sachs (4) établit que la pesanteur combine son action avec celle de la lumière pour orienter les rameaux dans l'espace. Il distingue deux sortes d'organes qu'il nomme *orthotropes* et *plagiotropes*. Il appelle orthotropes les organes qui se dirigent verticalement, et plagiotropes ceux qui s'accroissent obliquement. Les premiers réagissent de la même façon sur toutes leurs faces aux agents extérieurs ; ils ont généralement une structure radiaire. Les autres ont deux faces se comportant différemment ; ils sont le plus souvent aplatis et dorsiventraux.

M. Kny (5) essaye de déterminer, expérimentalement, l'influence des agents extérieurs sur l'inégale épaisseur des anneaux ligneux annuels des arbres. Cette épaisseur est, suivant les plantes, plus grande en haut ou en bas dans les branches inclinées ; ailleurs, on observe des variations d'une année à l'autre. Dans certaines plantes, le phénomène, constant pour les branches, est irrégulier pour les racines (Hêtre, Pin). Or, si l'on déterre les racines, on obtient, d'une manière régulière, l'épitrophie pour le Hêtre, l'hypotrophie pour le Pin. M. Kny déclare ne pouvoir affirmer l'influence de la pesanteur sur les faits qu'il a étudiés. Tou-

(1) Kraus, *Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen* (Bot. Zeit., 1867).

(2) Sachs, *Ueber Zellanordnung und Wachstum* (Arb. d. bot. Inst., Würtzburg, Bd II, 1879).

(3) Detlefsen, *Versuch einer mecanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums verholzter Achsen und Wurzeln* (Wiss. Beigabe zum Michaelis Programm der Grossen Stadschule zu Wismar, 1881).

(4) Sachs, *loc. cit.*, 1882.

(5) Kny, *Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen* (Berlin, 1882).

tefois, divers facteurs interviennent : l'humidité, l'inégal apport nutritif, la compression, l'éclatement du rhytidome et enfin l'hérédité.

M. Wiesner (1) met en évidence l'influence de la tige mère sur la constitution des branches. C'est ainsi que les branches latérales, nées sur une tige horizontale hypotrophe, ont leur plan de symétrie incliné et non vertical. Le plan de symétrie fait un angle avec le plan de symétrie de la tige mère.

Dans un mémoire de 1895, le même auteur (2) publie les résultats de ses expériences sur le Pin. En maintenant horizontale une branche de Pin, on obtient l'hypotrophie du bois dans la branche elle-même et dans ses rameaux.

En résumé, les recherches expérimentales entreprises pour établir l'influence de la pesanteur sur la structure des végétaux n'ont donné de résultats que dans quelques cas isolés et laissent subsister le doute sur la nature de cette influence.

4. *Structure des rameaux floraux.*

Les premières observations sur la structure des pédicelles ont été publiées par Duchartre (3).

M. Ad. Chatin (4) a fait sur ce sujet de nombreuses et intéressantes remarques et précisé les caractères de ces organes.

Le premier travail d'ensemble sur l'anatomie des pédicelles est la thèse de M. Laborie (5). L'auteur, comparant les rameaux d'inflorescence aux rameaux végétatifs, arrive

(1) Wiesner, *Ueber das ungleichseitige Dickenwachsthum des Holzkörpers in Folge der Lage* (Berichte d. deutsch. bot. Ges., 1892).

(2) Wiesner, *Experimentelle Nachweiss paratonische Trophieen beim Dickenwachsthum des Holzes des Fichtes* (Berichte d. deutsch. bot. Ges., 1896).

(3) Duchartre, *Note sur l'anatomie de l'*Orobanche Eryngii (Ann. Sc. nat. Bot., 3e série, t. IV) et *Observations sur la Clandestine d'Europe* (Mém. de l'Institut, Rec. des Savants étrangers, t. X, 1847).

(4) Ad. Chatin, *Anatomie comparée des végétaux* (Paris, 1856-1886).

(5) Laborie, *Recherches sur l'anatomie des axes floraux* (Toulouse, 1888).

aux conclusions suivantes : L'écorce est plus épaisse dans les pédicelles que dans les rameaux végétatifs. La moelle est au contraire plus étroite. Les vaisseaux sont moins nombreux et moins larges. M. Laborie signale accidentellement la disposition des faisceaux libéroligneux en deux arcs dans le *Cardiospermum halicacabum* et le *Viola odorata* ; mais il ne parle ni de l'orientation de ces pédicelles dans l'espace, ni de leur insertion sur la tige mère. Le phénomène de la dorsiventralité échappe complètement à l'auteur.

M. Trautvein (1), à la suite d'une première note de M. Laborie, a publié des conclusions identiques à celles de cet auteur.

Ces faits sont confirmés par les travaux de M. Nanke (2) et de M. Klein (3).

Les auteurs précédents ont montré que les rameaux de divers ordres n'étaient pas semblables entre eux et qu'une même inflorescence offrait divers termes de passages entre la structure de la tige et celle des pédoncules. Il y a donc un polymorphisme des rameaux d'âge différent. Il existe aussi un polymorphisme de sexualité, les pédoncules des fleurs mâles et ceux des fleurs femelles présentant des différences anatomiques.

J'ai mis en évidence (4) un polymorphisme de forme et de structure entre des rameaux de même ordre et de même âge. Ce dernier polymorphisme, plus marqué que les autres, se manifeste souvent par une différence dans le type de structure des rameaux : les uns conservent le type radiaire ; les autres ont, au contraire, une organisation dorsiventrale. Les rameaux dorsiventraux ont dans l'espace une orientation inclinée sur l'horizon.

(1) Trautvein, *Ueber Anatomie einjähriger Zweige und Blüthenstandachsen* (Halle, 1885).

(2) Nanke, *Vergl. anat. Unters. über den Bau von Blüthen-und vegetativen Axen dikotyler Holzplanzen*, 1886.

(3) Klein, Inaug. Dissert., 1886.

(4) H. Ricôme, *Sur le polymorphisme des rameaux dans les inflorescences* (C. R. Ac. Sc., 13 déc. 1897).

M. Pitard (1) confirme les résultats que j'ai exposés. Mais, d'après lui, la direction des rameaux dans l'espace n'a qu'une influence secondaire sur la structure. « Nous pensons, dit l'auteur, que l'insertion variable des pédicelles floraux sur l'axe entraîne un apport inégal d'eau et de matières de réserve déjà favorable à l'apparition du polymorphisme morphologique. Enfin, la gêne et les pressions, dues à l'évolution des fleurs internes, sur les pédicelles externes en voie de développement, contribuent aussi à leur imprimer leur physionomie spéciale, la situation seule de ces axes floraux dans l'espace étant impuissante à expliquer par elle-même leur aplatissement transversal. » Les causes indiquées par M. Pitard peuvent intervenir dans certains cas. Mais M. Pitard n'a fait aucune expérience pour établir sa manière de voir.

Il résulte de mes expériences (2) que la pesanteur et la lumière ont une influence incontestable sur la structure et sur la forme des rameaux d'inflorescence.

M. Pitard dit : « Le polymorphisme de collatéralité (c'est-à-dire le polymorphisme des pédicelles de même âge) qui entraîne des variations aussi considérables dans la répartition et la quantité des tissus, n'altère pas la nature histologique de leurs éléments. » Je démontre, dans le présent mémoire, que la nature histologique d'un même tissu n'est pas identique sur les diverses faces d'un rameau dorsiventral. Parfois même il y a substitution de tissus.

En résumé :

De cet exposé bibliographique, il résulte que l'action de la lumière sur les tissus végétaux paraît nettement établie. Quant à la pesanteur, on ne peut déduire aucune conclu-

(1) Pitard, *Procès-verbaux de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux* (6 janv. 1898). — *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux* (déc. 1898).

(2) H. Ricôme, *Influence de la pesanteur et de la lumière sur l'organisation dorsiventrale des rameaux d'inflorescence* (C. R. Ac. Sc., 19 sept. 1898).

sion générale des recherches expérimentales concernant l'influence de ce facteur sur la structure anatomique.

Pour les rameaux d'inflorescence, bien que l'inégale ramification des pédicelles ait attiré l'attention, leur structure a jusqu'à présent été négligée par les auteurs qui se sont occupés de la dorsiventralité ou des phénomènes d'hétérotrophie.

Je me propose de montrer que la dorsiventralité existe fréquemment dans les rameaux floraux et que le phénomène est influencé par la lumière et par la pesanteur.

II. — OBSERVATIONS

La structure des plantes qui présentent des phénomènes de dorsiventralité dans leurs rameaux d'inflorescence étant des plus variées, il est difficile d'établir des groupements.

C'est l'écorce qui fournit les caractères les plus constants. La constitution de cette région a d'autre part un retentissement sur la forme extérieure des rameaux. C'est ainsi que la présence de côtes et de sillons, la présence d'ailes, l'absence de toute saillie sont liées, dans une certaine mesure, à la structure de l'écorce. C'est cette région qui servira à établir des rapprochements entre les espèces décrites.

Je décrirai d'abord les plantes où le phénomène est nettement marqué, pour arriver graduellement aux cas plus simples où n'existent que de faibles caractères anatomiques.

PREMIER GROUPE.

Les plantes réunies dans le premier groupe ont un caractère commun : l'alternance dans l'écorce de cordons chlorophylliens et de cordons collenchymateux.

Cette alternance se traduit habituellement à l'extérieur soit par l'existence de sillons et de côtes, soit par la forme anguleuse des tiges et des pédicelles.

Heracleum Sphondylium L.

Les inflorescences des Ombellifères sont le plus souvent des ombelles composées. Les fleurs s'épanouissent sur une même surface. La tige se divise brusquement en un certain nombre de rameaux ou rayons de l'ombelle. Ces rayons sont

d'inégale longueur ; ils sont d'autant plus longs qu'ils sont situés plus près du bord de l'inflorescence. Les rayons du centre ont une direction voisine de la verticale, les autres sont inclinés sur l'horizon. L'inclinaison croît du centre à la périphérie de l'ombelle.

Les tiges latérales se terminent également par des ombelles. Mais celles-ci sont irrégulières. Le contour est ovale, au lieu d'être circulaire. Les rayons, situés du côté extérieur, sont plus longs et plus inclinés que les rayons situés vers la tige principale de la plante. L'ensemble d'une telle ombelle n'a qu'un plan de symétrie, qui passe par la tige principale.

Dans beaucoup d'Ombellifères, notamment dans l'*Heracleum Sphondylium*, la tige principale est plagiotrope et l'ombelle qui la termine est elle-même irrégulière et symétrique par rapport à un plan (1).

Chacun des rayons se termine par une petite ombelle. La longueur et l'orientation des rayons de ces ombellules sont variables. Les ombellules centrales sont régulières et disposées comme une ombelle régulière. Les autres ombellules sont au contraire symétriques par rapport à un plan. Ce qui a été dit des ombelles s'applique donc aussi aux ombellules.

Les fleurs périphériques des ombellules de l'*Heracleum* sont zygomorphes. Les fleurs du pourtour de l'inflorescence totale sont zygomorphes aussi, mais beaucoup plus grandes.

Aux différences dans la longueur et l'orientation des rameaux dans l'inflorescence correspondent des différences de structure.

Rameaux médians de l'ombelle. — Les rameaux médians, presque verticaux, ont leur surface sillonnée. Il y a souvent six sillons tapissés de cellules chlorophylliennes. Les côtes qui séparent les sillons sont formées par du tissu collenchymateux dont les cellules présentent des épaississements cellulosiques sur les angles de leurs parois. Ce sont des fibres allongées et pointues à leurs deux extrémités. Il y a

(1) Wiesner, *loc. cit.*

ainsi alternance, sous l'épiderme, de tissu assimilateur et de tissu de soutien. Sur les coupes, on voit six amas chlorophylliens séparés par autant d'amas collenchymateux. Au-dessous se trouvent des assises corticales, pauvres en chlorophylle.

Le cylindre central a un contour sinueux, comparable au contour extérieur du rameau. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de douze. Ceux qui sont situés sous le collenchyme (*a*) se distinguent des faisceaux intermédiaires (*b*) par un plus grand nombre de vaisseaux et de canaux sécréteurs libériens. Dans certains échantillons, la section des faisceaux *a* est étroite, allongée radialement; celle des faisceaux *b* est large et courte.

Mentionnons l'existence, dans l'écorce, de canaux sécréteurs, situés entre les amas de collenchyme et les faisceaux *a*. Il existe d'autres canaux sécréteurs qui n'ont pas d'intérêt pour le sujet qui nous occupe.

Un rameau ainsi constitué possède plusieurs plans de symétrie. Sa structure est radiaire.

Rameaux périphériques de l'ombelle (fig. A). — Il n'en est pas de même des rameaux périphériques de l'ombelle. Un examen attentif y révèle l'existence d'une face ventrale et d'une face dorsale d'aspect différent. Sur la face ventrale, tournée vers le haut, existent des côtes, au nombre de trois, plus rapprochées et plus saillantes que celles des rameaux médians. Les côtes ne sont pas disposées radialement, mais perpendiculairement à la face supérieure, c'est-à-dire verticalement, ces rameaux ayant une direction presque horizontale.

La face dorsale, tournée vers le sol, est dépourvue de côtes; elle est bombée, mais lisse.

Les sillons étroits et profonds, que limitent les côtes, ont une coloration verte très nette. Sur la face inférieure, au contraire, on aperçoit des traînées d'un vert peu intense et discontinues.

La face ventrale est pourvue de poils, particulièrement nombreux sur les côtes.

En coupe, les cellules épidermiques se montrent plus petites du côté supérieur ; elles sont moins larges que les cellules de la face opposée, mais leur hauteur est à peu près la même. Les cellules sont plus grandes et plus bombées au-dessus du collenchyme qu'au-dessus du tissu assimilateur. La cuticule est plus épaisse sur la face du haut.

La chlorophylle est très inégalement répartie. Les cellules de la face ventrale sont petites, allongées radialement, nombreuses, disposées en trois assises et étalées sur une grande surface au fond des sillons (*cl.* 1, fig. A, et fig. 13, Pl. XII). Les chloroleucites y sont abondants. Sur la face opposée, la chlorophylle est rare et localisée dans de petits amas de quelques cellules isodiamétriques, plus grandes (*cl.* 2, fig. A et fig. 14, Pl. XII).

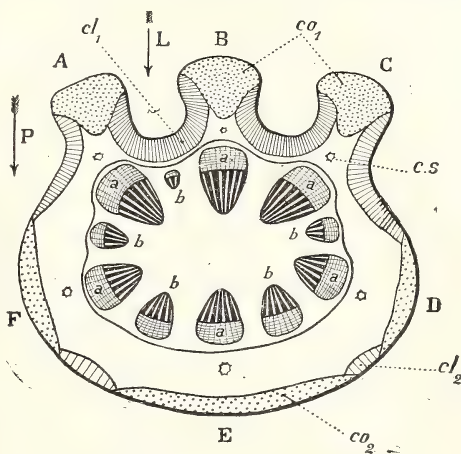


Fig. A. — *Heracleum Sphondylium* : coupe transversale schématique dans un rameau périphérique de l'ombelle. — A, B, C, côtes collenchymateuses ; D, E, F, amas collenchymateux ; *co.* 1 et *co.* 2, tissu collenchymateux ; *cl.* 1 et *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *c. s.*, canal sécréteur ; *a* et *b*, faisceaux libéro-ligneux ; la flèche L indique la direction moyenne d'incidence des rayons solaires ; la flèche P est dirigée vers le sol.

Le collenchyme forme, dans les côtes, des cordons de soutien (*co.* 1, fig. A, et fig. 13, Pl. XII). Du côté inférieur, ce tissu existe; mais les cellules sont plus grandes, moins nombreuses et disposées sur de larges surfaces (*co.* 2, fig. A, et fig. 14, Pl. XII), au lieu d'être groupées en cordons. Les parois des cellules collenchymateuses de la face supérieure sont plus épaissies sur leurs angles et plus rigides ; leur cavité plus étroite est plus allongée longitudinalement.

Ainsi le tissu assimilateur et le tissu collenchymateux sont plus abondants et plus différenciés du côté ventral.

Malgré le grand développement de ces tissus sur la face ventrale, l'écorce est plus épaisse sur la face dorsale. Les cellules sont plus grandes (cellules parenchymateuses, cellules collenchymateuses, cellules chlorophylliennes) et les assises du parenchyme plus nombreuses. Le diamètre des canaux sécréteurs (*c.s.*) augmente aussi de la face du haut vers la face du bas.

Le cylindre central est plus rapproché de la face ventrale que de la face dorsale. Il est aplati et sinueux, comme l'ensemble du rameau lui-même.

Comme dans les rameaux médians, on distingue deux sortes de faisceaux. Mais ici, les faisceaux de l'un et de l'autre groupe sont inégaux. En haut, les faisceaux *a* ont onze ou douze vaisseaux, au moment où ceux du bas n'en possèdent que sept ou même cinq. Pour les faisceaux *b*, la disposition est inverse ; en bas, ils ressemblent aux faisceaux *a* qui les avoisinent ; en haut, ils sont réduits à un ou deux vaisseaux et peuvent n'être représentés que par un très petit amas libérien ou ne pas y exister. Il faut remarquer que l'intervalle entre deux faisceaux *a* voisins est plus large en bas qu'en haut, fait qui est en relation avec la grandeur des faisceaux *b* situés au milieu de cet intervalle.

La comparaison des rameaux périphériques et des rameaux médians montre que la structure des premiers peut être facilement ramenée à celle de ces derniers. Deux faces sont devenues prédominantes dans les rameaux périphériques : une face supérieure et une face inférieure. Le plissement s'est accentué sur la face supérieure et les côtes ont modifié leur orientation. Du côté du sol, le contour s'est arrondi.

Les cellules épidermiques se sont accrues sur la face inférieure. La chlorophylle a abandonné presque complètement la face dorsale pour se former abondamment sur la face ventrale. Le tissu collenchymateux a pris un développement plus grand en haut. L'écorce a augmenté d'épaisseur en bas par agrandissement et multiplication des cellules.

Le cylindre central est devenu excentrique. Enfin les faisceaux libéroligneux ont une disposition tout autre : certains d'entre eux ont disparu; l'importance relative des autres s'est modifiée.

Ces changements de distribution des tissus ont pour résultat de rendre la structure dorsiventrale et la symétrie bilatérale. Le plan de symétrie se confond avec le plan de symétrie de l'ombellule qui termine le rameau. C'est le plan médian du rameau et c'est aussi un plan vertical.

La dorsiventralité est moins marquée dans les rameaux moyens de l'ombelle.

En résumé, les rameaux inclinés de l'inflorescence de la Berce sont dorsiventraux et la dorsiventralité est d'autant plus accentuée que l'inclinaison est plus grande.

Rameaux médians des ombellules. — Étudions les rayons des ombellules, c'est-à-dire les pédoncules floraux. Dans les pédoncules verticaux, le contour est pentagonal, presque arrondi. Sous l'épiderme se trouvent cinq cordons chlorophylliens, formés de trois assises. Cinq cordons de cellules collenchymateuses les séparent et soutiennent les angles du rameau. Ils occupent, sur les coupes, une surface beaucoup moindre que le tissu vert. L'écorce interne, peu chlorophyllienne, contient cinq canaux sécréteurs.

Le cylindre central est formé d'un parenchyme lignifié, dans lequel on remarque cinq faisceaux libéroligneux à peu près égaux et possédant des canaux sécréteurs libériens.

Ces pédoncules ont une symétrie radiaire, normale.

Rameaux périphériques des ombellules (fig. 23, Pl. XIII). — Les pédoncules périphériques sont aplatis. L'épiderme a, sur la face supérieure, des poils unicellulaires et des cellules étroites à cuticule épaisse.

Deux larges cordons chlorophylliens (*cl.* 1) s'étalent sur la face ventrale et s'y réunissent embrassant quelques cellules incolores, reste d'un cordon collenchymateux (*co*). Sur la face dorsale, il n'existe qu'un étroit cordon vert à cellules isodiamétriques (*cl.* 2). Les chloroleucites sont plus nombreux

dans les cellules du haut. Indépendamment du cordon collenchymateux supérieur, il en existe deux autres, latéro-inférieurs, à cellules incolores et à membranes peu épaissies. On ne trouve que trois canaux sécréteurs corticaux : un supérieur et deux plus grands en face du collenchyme (*c. s.*).

L'écorce est donc dorsiventrale et de type ternaire. Le cylindre central est en quelque sorte en retard dans ce phénomène de réduction. Il y a cinq faisceaux libéroligneux. Mais deux d'entre eux sont prédominants, pourvus de canaux sécréteurs libériens et d'une dizaine de vaisseaux ; ce sont les faisceaux latéro-inférieurs. Leur section, au lieu d'être dans la direction radiale, est oblique : la pointe du faisceau est relevée vers le haut, tandis que le liber est rejeté vers le bas. Ces faisceaux sont donc comme déplacés et déviés vers le sol. Les trois autres faisceaux sont moins importants; ils ne possèdent que quelques vaisseaux ou sont réduits à un îlot libérien : l'un deux se trouve en haut et les deux autres, plus petits, sont du côté inférieur.

La dorsiventralité est encore plus nette dans les pédoncules situés au bord de l'ombelle. Nous avons vu que ces pédoncules étaient plus inclinés que les autres et portaient les grandes fleurs zygomorphes.

Le cordon collenchymateux ventral manque souvent (fig. 24, Pl. XIII). La chlorophylle occupe la face supérieure tout entière dans la partie externe de l'écorce (*cl.* 1). La face dorsale est au contraire très pauvre en chloroleucites (*cl.* 2). Le long des bords inférieurs du rameau, on retrouve deux cordons de cellules incolores collenchymateuses (*co*). Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de trois : un médian supérieur, possédant deux ou trois vaisseaux et deux latéro-inférieurs, pourvus de canaux sécréteurs libériens et d'une douzaine de vaisseaux. Ces deux faisceaux sont plus rapprochés l'un de l'autre et plus déviés vers le bas que dans le cas précédent.

L'inflorescence de la Berce présente donc un polymorphisme

très net des rameaux. La symétrie de forme et de structure de chaque rameau est liée à sa position. Les rameaux du centre de l'ombelle sont verticaux ou se rapprochent de cette direction; ils sont multilatéraux. Les autres rameaux sont obliques et présentent des caractères de dorsiventralité d'autant plus accentués qu'ils sont plus inclinés et que leur insertion est plus excentrique. Les mêmes phénomènes se reproduisent dans les ombellules, compliqués par ce fait que l'axe morphologique des ombellules est lui-même plus ou moins oblique sur l'horizon. Quand l'inclinaison de cet axe est grande, les rameaux à symétrie radiaire ne sont pas les rameaux qui ont la direction de l'axe, mais les rameaux orientés verticalement. En outre, le degré de la dorsiventralité des pédoncules obliques est plus accusé du côté extérieur de l'inflorescence, côté où leur orientation est voisine de l'horizontalité, que du côté opposé où leur inclinaison est moindre.

Ainsi, la dorsiventralité semble liée bien plus à l'orientation des rameaux dans l'espace qu'à leur insertion sur la tige mère. Il est bon de remarquer dès maintenant que le côté supérieur d'un rameau incliné est plus favorablement éclairé que le côté opposé et que les conditions mécaniques doivent être différentes sur ces deux côtés, le rameau ayant à réagir contre le poids de ses fruits qui tend à l'incurver vers le sol.

Daucus Carota L.

L'inflorescence est une ombelle composée. L'involucre et l'involucelle, au lieu d'être caducs comme dans la Berce, sont persistants. Les bractées des ombellules périphériques sont courtes et entières du côté de l'axe principal de l'inflorescence; elles sont longues et découpées du côté extérieur. C'est un phénomène d'anisophyllie.

Rameaux de l'ombelle. — Les rameaux médians ont une symétrie radiaire, les rameaux latéraux ont une symétrie bilatérale.

Les rameaux périphériques sont plus aplatis que dans la Berce. Les côtes de la face ventrale sont moins saillantes et les sillons moins étroits. Mais les deux faces sont plus dissemblables, surtout dans la partie basilaire des rameaux. Les bractées de l'involucre empêchent la face dorsale de recevoir la lumière et les cordons chlorophylliens ne s'y développent pas. Les cordons inférieurs n'existent que dans la moitié apicale du pédicelle. La disposition des tissus est la même que dans la Berce. Le cylindre central est très aplati. Les faisceaux *b* existent partout : ils sont cependant plus petits en haut.

Rameaux de l'ombellule. — Les rameaux de l'ombellule sont, eux aussi, polymorphes. Les pédoncules inclinés sont peu aplatis. Il ne subsiste que deux canaux sécréteurs dans l'écorce. Cette légère différence mise à part, la description des pédoncules de la Berce s'applique à ceux de la Carotte.

On retrouve les caractères que je viens de décrire chez d'autres Ombellifères : la dorsiventralité est très marquée dans les rameaux inclinés du *Crithmum maritimum* L., du *Peucedanum Cervaria* Lap., de l'*Archangelica officinalis* Hoffm. Elle est moins nette dans l'*Anethum Fœniculum* L., le *Laserpitium gallicum* L., le *Scandix Pecten-Veneris* L. et le *Bupleurum fruticosum* L. (les rameaux de ce dernier sont dépourvus de côtes).

Eryngium campestre L.

Les fleurs sont serrées en capitules, groupés en corymbe, disposition exceptionnelle dans la famille des Ombellifères.

La tige porte à son extrémité des bractées, du centre desquelles naissent plusieurs rameaux. Le rameau axial se termine par un capitule. Les rameaux latéraux, longs et inclinés, se ramifient comme la tige. La ramification devient irrégulière : les rameaux nés du côté du sol, sur les pédi-

celles inclinés, sont plus développés que les rameaux issus des autres faces.

Les pédicelles inclinés sont dorsiventraux. Les côtes sont étroites en haut, larges en bas. La chlorophylle est localisée dans de petits amas cellulaires, plus importants en haut qu'en bas. Elle peut manquer à la face inférieure. Les faisceaux *a*, situés sous les côtes, seuls pourvus d'un arc scléreux péricyclique, sont plus serrés en haut qu'en bas, comme dans l'*Heracleum*.

La structure des rameaux de ce corymbe rappelle donc celle des rayons de l'ombelle des autres plantes de la même famille.

L'*Eryngium alpinum* L. présente des caractères de même nature.

Sambucus Ebulus L.

Les fleurs du Yèble s'épanouissent au même niveau sur une surface plane et sont disposées en corymbe.

Les rameaux de l'inflorescence sont opposés, avec alternance de 90° d'un nœud à l'autre. Il y a, à chaque point de ramification, trois rameaux : un médian, continuant la tige, et deux latéraux opposés et plus développés. A la première trifurcation, le rameau médian est vertical et les rameaux latéraux sont inclinés.

Dès la deuxième trifurcation, la ramification est altérée sur les rameaux inclinés. Les deux branches latérales, au lieu de naître dans un même plan horizontal et d'être opposées, ont leurs insertions voisines l'une de l'autre, rapprochées du côté du sol, tandis que la branche médiane plus petite est relevée vers le haut.

Quand la position du rameau est telle que les branches latérales se trouvent dans un même plan vertical, la branche née inférieurement devient plus vigoureuse, plus longue et plus ramifiée que la branche supérieure. C'est un cas d'exotrophie.

Les fleurs centrales sont d'ordre moins élevé que les fleurs

périphériques. En comptant les ramifications, à partir de l'origine de l'inflorescence, les fleurs du centre sont, par exemple, de cinquième ordre, celles du bord de dixième ou de douzième ordre.

L'orientation dans l'espace des pédicelles varie depuis la direction verticale jusqu'à la position horizontale; quelques rameaux sont inclinés au-dessous de l'horizon.

La face du rameau tournée vers le sol est une face morphologiquement quelconque.

Malgré ces différences d'orientation et d'insertion des pédicelles, on remarque, quand on observe un corymbe pardessous, que tous les rameaux sont lisses et à peine verdâtres. Si on l'examine au contraire par le haut, on voit que les rameaux sont vert rougeâtre et sillonnés de profondes vallécules longitudinales. Les rameaux verticaux seuls sont sillonnés sur toutes leurs faces.

La présence des sillons n'a aucune relation avec la ramification. La face sillonnée est toujours la face du haut, quelle que soit sa nature morphologique (ventrale, dorsale ou latérale). En outre, les rameaux dorsiventraux peuvent donner naissance à des rameaux multilatéraux. Il n'est pas rare de voir un pédicelle incliné et dorsiventral se continuer par un pédicelle dressé et multilatéral.

Ainsi, la dorsiventralité du Yèble semble liée à l'orientation des rameaux dans l'espace et non au mode de ramification.

On trouve une confirmation de ce fait dans les corymbes latéraux. Ceux-ci sont inclinés, au lieu d'être dressés, comme celui que je viens de décrire. Les rameaux situés du côté de la tige mère sont plus courts et moins ramifiés que ceux du côté extérieur. L'ensemble du corymbe est ovale et non circulaire; il n'a qu'un plan de symétrie. Nous retrouvons ici le phénomène que nous avons vu chez les Ombellifères et que M. Wiesner a nommé exotrophie.

L'anatomie fournit des résultats concordants avec les données de la morphologie externe.

Rameau axial de premier ordre. — Le rameau axial de premier ordre est vertical et se rattache au type radiaire. Il a des côtes soutenues par du collenchyme et disposées radialement, des sillons tapissés de tissu assimilateur. Les faisceaux libéroligneux sont nombreux. Des arcs scléreux se développent dans le péricycle en face du liber.

Rameau latéral de premier ordre (fig. B). — Les rameaux latéraux de premier ordre sont inclinés et dorsiventraux.

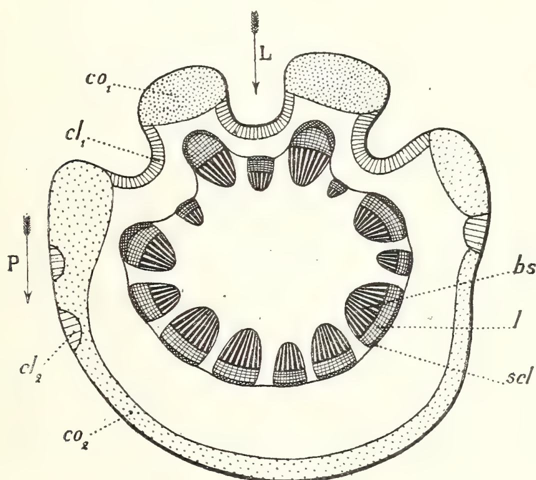


Fig. B. — *Sambucus Ebulus ;* coupe transversale schématique d'un pédicelle incliné. — *co.* 1 et *co.* 2, collenchyme ; *cl.* 1 et *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *scl,* tissu sclérenchymateux péricyclique ; *l,* liber ; *bs,* bois ; les flèches, comme précédemment.

Les côtes et les sillons manquent à la face inférieure ; ceux de la face supérieure sont beaucoup plus marqués que dans le rameau vertical. Les côtes sont saillantes perpendiculairement à la face supérieure, c'est-à-dire verticalement, au lieu d'être radiales comme dans le rameau médian.

Les cellules de l'épiderme sont plus petites sur la face supérieure ; elles sont moins larges et par suite relativement plus hautes. La cuticule y est plus épaisse.

Le collenchyme forme des cordons massifs dans les côtes (*co.* 1) : les cellules nombreuses et petites ont les angles de leurs membranes fortement épaissis. Sur les faces latérales

et sur la face inférieure, dépourvues de saillies, le collenchyme est continu : il y a là deux assises de cellules un peu plus grandes (*co.* 2). La comparaison avec le premier rameau décrit montre que les cordons collenchymateux se sont fusionnés en s'étendant en surface aux dépens de leur profondeur.

Le tissu assimilateur existe sur la face supérieure sous forme de rubans, étalés dans les sillons (*cl.* 1). Sur les faces latérales subsistent d'étroits cordons chlorophylliens discontinus, représentés en coupe par des amas de quelques cellules seulement (*cl.* 2). La face inférieure est dépourvue de tissu chlorophyllien.

Les cellules de l'écorce interne sont plus grandes et plus nombreuses en bas. L'écorce a huit assises sur cette face et seulement trois ou quatre sous les sillons de la face supérieure. Elle est très peu chlorophyllienne.

Le cylindre central a la même forme que le contour extérieur du rameau et ne possède qu'un seul plan de symétrie. Les faisceaux libéroligneux, accompagnés, comme dans le rameau médian, d'un arc scléreux péricyclique, sont nombreux et rapprochés. A maturité, les formations secondaires sont plus développées du côté du sol. On observe six ou sept assises de cellules lignifiées en bas et quatre ou cinq en haut dans les faisceaux.

Rameaux d'ordre plus élevé. — Tous les rameaux de l'inflorescence présentent des caractères de même nature. Les rameaux verticaux, même ceux qui naissent d'un rameau dorsiventral, ont une symétrie radiaire.

Les rameaux inclinés sont dorsiventraux. Le plan de symétrie n'est pas nécessairement le plan médian du rameau considéré. C'est toujours un plan vertical.

La plupart des rameaux dorsiventraux ont leur bois hypotrophe. Il se produit une fusion des faisceaux inférieurs. L'une des dispositions fréquentes est la suivante : on trouve deux ou trois faisceaux étroits vers le haut et deux faisceaux très larges formant deux arcs latéro-inférieurs.

Pédoncules. — Les pédoncules verticaux ont une structure radiaire, avec développement de côtes irrégulières sur leur pourtour.

Les pédoncules inclinés présentent au contraire une face supérieure, hérissée de côtes contenant du collenchyme, et une face inférieure lisse, dont l'assise sous-épidermique est collenchymateuse. La chlorophylle tapisse les sillons supérieurs et s'étend aussi au-dessous du collenchyme.

Les cellules de l'épiderme et de l'écorce sont plus grandes et plus larges en bas. Les assises de l'écorce sont plus nombreuses.

Le cylindre central est rapproché du haut et hypotrophe. Les faisceaux libéroligneux du bas sont plus larges que ceux du haut. Chacun d'eux possède un arc scléreux péricyclique. La moelle est lignifiée.

L'étude des rameaux de l'inflorescence du Yèble nous conduit aux mêmes résultats que celle des rayons des Ombellifères, bien que ces rameaux soient disposés en corymbe et non en ombelle.

Elle fournit une donnée nouvelle. Tandis que, dans les Ombellifères, par suite du mode de ramification, la face tournée vers le haut était constamment la face ventrale du rameau, dans le Yèble cette face peut être une face dorsale ou une face latérale. Dans tous les cas et quelle que soit sa nature morphologique, la face du haut est caractérisée par la présence de côtes collenchymateuses et de sillons chlorophylliens, dont la face opposée est dépourvue.

Sambucus nigra L.

Le Sureau noir est un arbre qui donne naissance à des corymbes plans. Les rameaux, au lieu d'être disposés par trois comme dans le Yèble, sont groupés par cinq, dont un médian et quatre latéraux.

L'exotrophie s'y manifeste de même dans le développement relatif des rameaux.

La structure est analogue à celle que je viens de décrire. Il existe dans cette espèce, comme dans la précédente, une face anatomiquement supérieure, indépendante de la face morphologiquement ventrale, et un plan de symétrie vertical distinct du plan médian.

Chenopodium fœtidum Schrad.

Cette plante a des inflorescences en grappes abondamment ramifiées.

Le contour des tiges et des pédicelles verticaux est polygonal. Au contraire, les pédicelles inclinés sont semblables extérieurement à des pétioles de feuilles.

Je décris une disposition fréquente. Deux côtes collenchymateuses sont saillantes supérieurement, limitant une gouttière. Le rameau a cinq faces : la face supérieure, en gouttière, et les deux faces latérales planes sont larges, très chlorophylliennes ; les deux faces inférieures, légèrement bombées, sont beaucoup plus étroites et moins vertes. Il y a donc beaucoup plus de chlorophylle dans la partie supérieure du rameau.

Indépendamment des deux cordons collenchymateux des côtes, il en existe trois autres moins importants, soutenant les angles inférieurs du rameau.

Les cellules corticales sont plus grandes inférieurement. Le bois est hypotrophe.

Lathyrus Aphaca L.

Les pédicelles de premier ordre, nés latéralement sur la tige, sont très inclinés.

Ils ont quatre faces : deux tournées vers le haut, larges, et deux tournées vers le bas, étroites.

L'écorce est très mince. Sous les faces, les cellules renferment des chloroleucites. Les angles du rameau sont occupés par du collenchyme. Le cordon supérieur est plus

important que les autres. La même inégalité se remarque dans les quatre cordons scléreux qui occupent les angles du cylindre central, sous le collenchyme.

Il n'existe qu'un seul plan de symétrie pour les faisceaux libéroligneux. Des quatre faisceaux situés sous le sclérenchyme, celui du haut est grand, les deux latéraux sont de dimensions moyennes, le faisceau du bas est le plus petit. Quatre faisceaux moins importants se trouvent au milieu des faces du pédicelle : les deux faisceaux du haut sont plus développés que les deux faisceaux du bas.

Achillea filipendulina Lmk.

Le corymbe de cette plante est très rameux. Les capitules sont nombreux et serrés au point de se toucher. Ils forment par leur ensemble une surface sphérique, qui n'est interrompue que du côté inférieur. Les pédicelles ne reçoivent que de la lumière diffuse.

Les pédicelles inclinés sont aplatis. Mais ici l'aplatissement est en relation avec l'insertion du rameau sur la tige mère : les deux faces larges sont toujours la face morphologiquement ventrale et la face morphologiquement dorsale. L'organisation bilatérale est indépendante de cet aplatissement, et les caractères que je vais décrire s'appliquent aux faces du haut et du bas, quelle que soit la position de l'aplatissement dans le rameau considéré.

Le contour est sinueux sur la face supérieure. L'épiderme a là des cellules plus petites et moins larges.

Le collenchyme forme des cordons, à cellules fortement épaissies sur leurs angles. Ces cordons sont plus étalés à la face inférieure. Avec eux alternent des cordons de cellules à chloroleucites peu nombreux. Il n'y a pas de répartition inégale de la chlorophylle.

Les cellules corticales parenchymateuses sont beaucoup plus grandes du côté du sol et le cylindre central est rapproché de la face du haut.

Les faisceaux libéroligneux, nombreux et inégaux, semblent plus développés du côté du sol.

Achillea Ptarmica L.

Cette seconde espèce d'Achillée a des capitules plus espacés. Les cellules chlorophylliennes de la face supérieure, qui reçoit la lumière solaire directe, sont légèrement palissadiques. Les autres caractères de l'*Achillea filipendulina* sont bien moins marqués ici.

D'autres plantes de la famille des Composées, notamment le *Tanacetum vulgare* L., l'*Ageratum cæruleum* Desf., l'*Aster simplex* Hort., présentent les caractères que j'ai plusieurs fois décrits : saillie des côtes plus grandes sur la face supérieure, tissu assimilateur mieux différencié sur cette face, écorce plus épaisse inférieurement, cylindre central déplacé vers le haut.

Fagopyrum esculentum Mœnch.

Les grappes du Sarrasin naissent latéralement sur la tige. L'axe de ces grappes est incliné et a, en section, la forme d'un trapèze, dont la grande base est en haut et la petite en bas.

L'épiderme porte de longs poils sur la face supérieure. Les cellules épidermiques et les cellules corticales sont plus grandes sur la face inférieure. La chlorophylle est plus abondante en haut. Le collenchyme, plus ou moins continu, forme sous les angles du rameau des amas plus importants.

Le cylindre central, dont la section a la forme d'un trapèze, est bilatéral. Outre les faisceaux des quatre angles, il existe deux faisceaux intermédiaires le long du côté supérieur et un seul faisceau plus petit sur chacun des autres côtés.

La présence fréquente de côtes et de sillons sur les ra-

meaux verticaux des plantes de ce premier groupe est liée à l'alternance, sous l'épiderme, de cordons chlorophylliens et de cordons collenchymateux.

Sur les pédicelles inclinés, le plissement s'atténue ou disparaît à la face inférieure ; il s'accentue au contraire à la face supérieure. Le cylindre central participe lui-même à cette déformation : il a la même forme que le contour extérieur du rameau.

Les sillons de la face supérieure sont plus profonds que sur les rameaux verticaux. Les côtes, au lieu d'être orientées radialement, se dressent perpendiculairement à la face supérieure ; elles sont d'ailleurs très saillantes. Leur orientation dans l'espace est verticale.

Le tissu collenchymateux est à l'état de cordons massifs sur la face supérieure ; il s'étale en surface sur la face inférieure. Les cellules sont plus petites et les parois plus épaissies sur leurs angles sur la face du haut.

Le tissu assimilateur est généralement mieux différencié en haut qu'en bas. Il peut manquer inférieurement.

L'écorce est plus épaisse du côté du sol où les cellules sont plus grandes et souvent plus nombreuses.

Le cylindre central est souvent bilatéral par la disposition de ses faisceaux libéroligneux, sans qu'il y ait nécessairement prédominance du bois d'un côté. Cependant, l'hypotrophie du bois, le développement prédominant des faisceaux latéraux ou latéro-inférieurs sont des cas fréquents.

DEUXIÈME GROUPE.

Les plantes du deuxième groupe ont leurs rameaux pourvus d'ailes saillantes.

Scrofularia luridifolia M.

La tige de cette Scrofulaire est dressée et carrée. Les quatre angles sont ailés. Les feuilles sont opposées. Les

rameaux florifères sont latéraux, axillaires et forment des cymes bipares pluriflores.

Le pédicelle de premier ordre se termine par une fleur et porte latéralement deux rameaux opposés. La ramification se continue de la même façon. Elle devient irrégulière par suite du phénomène d'exotrophie ; les rameaux nés du côté inférieur d'un pédicelle oblique se développent davantage que les rameaux nés sur la face supérieure. Certains rameaux avortent, particulièrement ceux qui devraient exister sur la face supérieure des rameaux.

Les cymes naissant latéralement sur la tige dressée, tous les pédicelles sont inclinés. Il est nécessaire de décrire sommairement la tige, pour pouvoir comparer les pédicelles à un organe de structure radiaire.

Tige verticale. — Les quatre ailes sont soutenues par quelques cellules collenchymateuses. La chlorophylle est distribuée dans les ailes et dans les autres cellules corticales. Les vaisseaux, quoique irrégulièrement répartis dans l'anneau ligneux continu, forment cependant quatre amas importants sous les angles de la tige. Entre eux, les formations secondaires sont beaucoup moins épaisses et les vaisseaux s'y groupent, d'une façon plus ou moins nette, en amas correspondant au milieu des quatre faces.

Pédicelles de premier ordre (fig. C). — Les pédicelles sont très inclinés. Ils sont aplatis et la section est rectangulaire. La face ventrale, tournée vers le haut, est bordée de deux ailes (A) ; la face dorsale est dépourvue d'ailes.

L'épiderme a, sur la face ventrale, des cellules plus petites et une cuticule plus épaisse.

L'extrémité des ailes est occupée par des cellules à membranes épaissies aux angles et peu nombreuses (*co*). Ce tissu manque, ainsi que les ailes, à la face dorsale.

Les cellules corticales renferment des chloroleucites. Mais ceux-ci sont surtout abondants dans les ailes et sur la face supérieure, où les cellules sont plus petites et légèrement palissadiques sous l'épiderme. On trouve exceptionnellement

des cellules dont le diamètre radial est deux fois aussi grand que le diamètre transversal et qui sont alors franchement palissadiques.

Le cylindre central elliptique a son grand axe transversal. On y retrouve les quatre amas vasculaires des angles. Quant aux amas intermédiaires, ils se forment sur les faces latérales et souvent aussi sur la face supérieure. En bas, il n'y

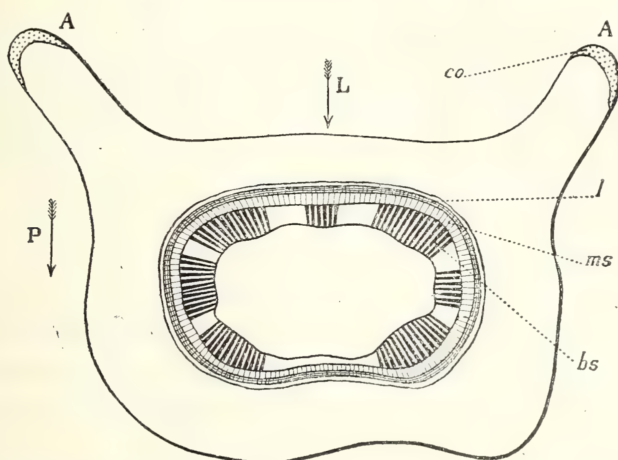


Fig. C. — *Scrofularia luridifolia :* coupe transversale schématique d'un pédicelle incliné. — A, ailes; *co*, collenchyme; *l*, liber; *ms*, méristème secondaire; *bs*, bois; les flèches, comme précédemment.

a pas de vaisseaux. L'anneau ligneux s'amincit beaucoup en bas et parfois en haut. Il y a une tendance à la formation de deux arcs ligneux latéraux.

Pédicelles d'ordre plus élevé. — La même organisation se retrouve dans les autres pédicelles. Le plan de symétrie est toujours le plan médian. Le rameau se tord de façon à tourner sa face ventrale vers le haut.

Pédoncules. — Le phénomène de torsion se produit dans les pédoncules floraux, de telle sorte que les fleurs, zygomorphes, sont toutes orientées de la même façon dans l'espace.

Les pédoncules sont inclinés, arrondis. L'épiderme a des cellules plus petites et une cuticule plus épaisse sur la face

supérieure. La chlorophylle est plus abondante en haut, où l'écorce est plus mince. Le liber et le bois forment deux arcs : un supérieur et un inférieur plus petit. A la maturité du fruit, l'anneau libéroligneux est continu.

Scrofularia aquatica L.

Des faits de même nature s'observent dans la Scrofulaire aquatique. Les palissades de la face supérieure y sont plus nettes et disposées en deux assises. Elles manquent aux autres faces. Le bois tend à former deux arcs latéraux par le rapprochement des vaisseaux sur les côtés, tandis que le haut et le bas en sont dépourvus.

Viola tricolor L.

La Pensée porte, sur sa tige dressée, des fleurs solitaires, axillaires, dont le pédoncule, long de 8 à 10 centimètres, est creux. Deux petites bractées se développent au-dessous de la fleur.

Le pédoncule incliné ressemble extérieurement à un pétiole de feuille. La face supérieure est creusée en gouttière, les trois autres faces sont bombées.

Le pédoncule est pourvu de quatre ailes dont l'orientation n'est pas radiale. Les deux ailes qui bordent la face dorsale, peu saillantes, se forment dans le prolongement de cette face, comme pour s'étaler à la lumière. Les deux ailes de bordure de la face ventrale sont plus grandes et redressées vers le haut.

Les ailes sont formées de cellules chlorophylliennes; le bord seul est occupé par quelques cellules collenchymateuses. Partout ailleurs, l'écorce a quatre assises de cellules, dont deux sont légèrement palissadiques du côté supérieur.

Au-dessous de l'endoderme à grandes cellules, se trouve le péricycle, cellulosique en face des faisceaux libéroligneux, lignifié entre les faisceaux.

Il existe quatre faisceaux. L'intervalle qui les sépare est, par suite de l'aplatissement du pédoncule, moins grand sur les côtés que sur les faces supérieure et inférieure.

La moelle résorbée est remplacée par une large cavité.

Viola odorata L.

La Violette odorante se distingue de l'espèce précédente par le rapprochement plus grand des faisceaux libéroligneux sur les côtés. Comme ces faisceaux sont reliés par des cellules lignifiées, le cylindre central se montre formé de deux arcs libéroligneux latéraux, réunis seulement par quelques assises de cellules du péricycle et des rayons médullaires. La moelle est résorbée.

La comparaison avec l'espèce précédente montre que la formation de ces deux arcs latéraux est le résultat de l'aplatissement du pédoncule.

Valeriana officinalis L.

La tige aérienne dressée est fistuleuse et sillonnée. Elle porte à son extrémité et sur ses flancs des cymes bipares corymbiformes.

Pédicelles inclinés. — La face supérieure des pédicelles inclinés est incurvée en large gouttière, bordée de deux ailes recourbées l'une vers l'autre. Les autres faces portent des saillies larges et peu accusées.

Le section est aplatie. L'épiderme a des cellules plus petites et plus étroites sur la face supérieure. Du collenchyme occupe le bord des ailes et des saillies de la surface. Ce tissu existe aussi en couche continue sous l'épiderme. La chlorophylle se développe surtout en haut et sur les côtés. L'écorce est plus épaisse en bas; les cellules sont plus grandes et plus nombreuses.

Le cylindre central est bilatéral. Il a la forme d'un trapèze dont la grande base est en haut. Quatre grands faisceaux

libéroligneux occupent les angles du trapèze : les deux faisceaux inférieurs ont un plus grand nombre de vaisseaux. Dans l'intervalle, existent d'autres faisceaux plus petits. Il n'y en a pas au milieu de la face inférieure.

Centranthus ruber D.C.

L'inflorescence ressemble à celle de la Valériane officinale. Les phénomènes de dorsiventralité de l'espèce précédente se retrouvent ici. Le cylindre central, beaucoup plus aplati, renferme, le long de son bord supérieur, plusieurs faisceaux étroits et courts. Le long du bord inférieur, les faisceaux sont larges et longs. Il y a deux fois plus de vaisseaux en bas qu'en haut.

Erythræa Centaurium Pers.

Le pédicelle de premier ordre est pourvu de quatre ailes : celles du haut déterminent la formation d'une gouttière sur la face supérieure. Les ailes du bas forment deux arêtes en saillie sur la face inférieure. La structure rappelle celle des plantes que je viens de décrire. L'anneau libéroligneux a une section ovale et paraît plus épais du côté du sol.

Dans ce deuxième groupe de plantes, les rameaux sont pourvus d'ailes, dont l'orientation est autre sur les pédicelles inclinés que sur les rameaux verticaux. Les ailes sont inégales sur les rameaux inclinés : celles du bas sont plus petites ou manquent.

La chlorophylle est plus abondante du côté supérieur; l'écorce plus épaisse du côté inférieur.

Les faisceaux libéroligneux ont souvent une tendance à se grouper en deux arcs latéraux. D'autres dispositions se présentent aussi, notamment l'hypotrophie.

TROISIÈME GROUPE.

J'ai réuni, dans un troisième groupe, les plantes dans lesquelles la dorsiventralité, quoique n'étant indiquée par aucun caractère extérieur, existe cependant à la fois dans l'écorce et dans le cylindre central.

Ruta graveolens L.

La tige de la Rue est très rameuse. Les inflorescences sont des cymes bipares, qui deviennent souvent unipares par avortement de certains rameaux.

Pédicelles de premier ordre. — Les pédicelles, nés latéralement sur la tige, sont inclinés. Le contour est arrondi, légèrement ovale. Il n'y a aucune saillie extérieure.

En coupe, les cellules épidermiques se montrent plus petites et plus hautes sur la face supérieure. La cuticule y est plus épaisse. L'assise sous-épidermique a des membranes épaisses.

Au-dessous de cette assise existe une zone chlorophyllienne continue et lacuneuse. Elle comprend trois assises en haut et sur les côtés et deux seulement en bas. Les cellules de la face supérieure sont palissadiques (*cl.* 1, fig. 21, Pl. XIII) et riches en chloroleucites. Celles de la face inférieure sont isodiamétriques (*cl.* 2, fig. 22, Pl. XIII) et peu vertes. La zone chlorophyllienne est donc beaucoup plus épaisse en haut qu'en bas.

L'écorce interne a des membranes assez épaissies.

L'écorce considérée dans son ensemble a sa plus grande épaisseur du côté inférieur, où les cellules sont plus grandes.

Signalons la présence de poches sécrétrices disposées sans ordre apparent dans la zone chlorophyllienne.

L'anneau libéroligneux continu est plus épais du côté nférieur.

Pédicelles latéraux. — Les pédicelles latéraux sont orga-

nisés de même. Mais l'organisation du rameau qui les porte paraît avoir une influence sur la structure du cylindre central. En effet, le plan de symétrie de l'anneau ligneux est incliné : c'est le plan bissecteur du plan vertical du rameau considéré et du plan médian de ce rameau.

Pédoncules verticaux. — Les pédoncules verticaux ont une structure radiaire. Sous l'assise sous-épidermique à membranes épaissies, se trouvent deux assises chlorophylliennes. Sur la face exposée au midi se développent souvent des cellules palissadiques. L'écorce a de grands méats et l'anneau libéroligneux est continu.

Pédoncules inclinés. — Les cellules de l'épiderme ont une cuticule plus épaisse et une cavité plus petite sur la face supérieure. Au-dessous de l'assise sous-épidermique, les cellules sont nettement palissadiques sur la face supérieure, isodiamétriques sur la face opposée. Les chloroleucites sont plus nombreux en haut.

L'écorce est beaucoup plus épaisse inférieurement, les cellules sont plus nombreuses et plus grandes.

L'anneau vasculaire, continu à maturité, est hypotrophe. Les vaisseaux sont plus nombreux en bas.

Sedum spectabile Bor.

Le corymbe est grand, terminal, dressé. Les fleurs, nombreuses et serrées, s'épanouissent sur une même surface plane. Tous les rameaux sont cylindriques.

Pédicelles inclinés (fig. D). — Bien que le rameau ait une section circulaire, la dorsiventralité se reconnaît au premier examen sur les coupes.

Les cellules de l'épiderme sont petites en haut. Leur cuticule est épaisse.

Il existe une assise sous-épidermique différenciée.

La chlorophylle semble répartie à peu près également. Les fleurs sont serrées et empêchent la lumière solaire directe d'arriver jusqu'aux rameaux.

Les cellules de l'écorce inférieure ont un diamètre plus grand, sans que les assises soient plus nombreuses.

Le cylindre central est rapproché de la face supérieure. Le liber (*l*) et le bois (*bs*) secondaires forment un anneau complet, dont l'épaisseur est deux fois plus grande du côté inférieur. Dans la région ligneuse, les files de cellules ont des vaisseaux plus nombreux et plus gros en bas.

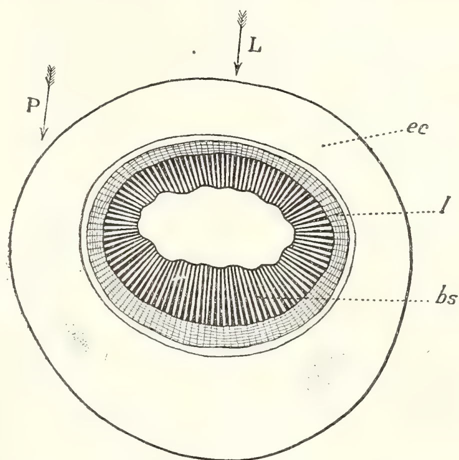


Fig. D. — *Sedum spectabile* : coupe transversale schématique d'un pédicelle incliné. — *ec*, écorce ; *l*, liber ; *bs*, bois.

La dorsiventralité est donc très nette, bien qu'elle ne se manifeste par aucun signe extérieur.

Les rameaux verticaux ont une symétrie radiaire. Les pédoncules ont tous une direction presque verticale ; ils sont multilatéraux dans leur structure.

Lycopersicum esculentum L.

Les pédicelles inclinés ont une zone chlorophyllienne continue au-dessous de l'épiderme. Sur la face supérieure, cette zone a des cellules palissadiques; elle est deux ou trois fois plus épaisse qu'en bas. La chlorophylle y est beaucoup plus abondante.

L'anneau ligneux très aplati est plus épais inférieurement.

Cette inégalité d'épaisseur n'existe pas dans les pédoncules, que le poids du fruit (Tomate) rend pendants.

Solanum dulcamara L.

L'écorce des pédicelles inclinés est plus épaisse du côté inférieur; les cellules y sont plus grandes. L'anneau ligneux est plus épais de ce côté.

Aria latifolia Spach.

Le périderme, qui apparaît dans l'épiderme des pédicelles, est plus précoce et plus développé sur la face supérieure. Le même phénomène s'observe dans un genre voisin, le *Sorbus aucuparia* L.

Les cellules corticales sont plus grandes inférieurement. Le bois est plus épais et les vaisseaux sont plus nombreux de ce côté.

Scutellaria alpina L.

Les fleurs sont solitaires. Le pédoncule, comprimé entre la tige et la feuille axillante, est très aplati. L'écorce est beaucoup plus épaisse dorsalement : les cellules sont plus grandes et plus nombreuses. L'anneau ligneux, très allongé transversalement, est deux fois plus épais du côté dorsal.

Viburnum Opulus L.

Les fleurs sont disposées en inflorescences planes, formées d'un rameau axial et de quelques rameaux latéraux verticillés. La ramification s'altère bientôt. Les fleurs de la circonférence sont stériles et leur corolle est grande.

Rameau axial de premier ordre. — Ce rameau, dont le contour est arrondi, présente un périderme tardif dans son assise épidermique. La chlorophylle est peu abondante. Des cellules sclérifiées, isolées ou réunies par petits groupes, sont disséminées dans le péricycle. Les faisceaux libéroligneux forment des arcs saillants dans l'écorce.

Rameau latéral de premier ordre (fig. E). — Le rameau, presque horizontal, est dorsiventral. Il est aplati. Le périderme apparaît plus tôt en haut et il s'y développe plus rapidement. Il y a trois et quatre cloisons tangentielles, au moment où l'épiderme inférieur ne montre qu'une seule cloison.

L'écorce est plus épaisse, les cellules sont plus grandes et plus nombreuses en bas. La chlorophylle est peu importante.

Le cylindre central est rapproché de la face supérieure.

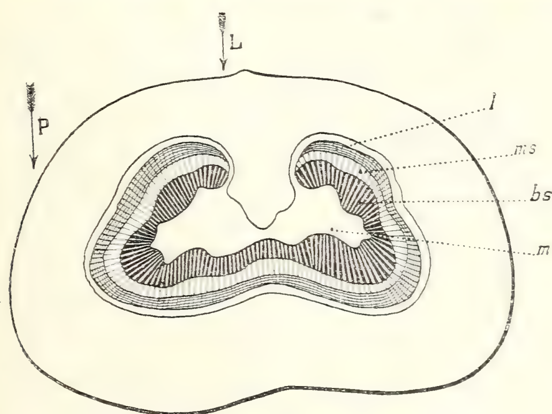


Fig. E. — *Viburnum Opulus;* coupe transversale schématique d'un pédicelle incliné. — *l*, liber; *ms*, méristème secondaire; *bs*, bois; *m*, moelle lignifiée.

Les faisceaux libéroligneux forment deux arcs latéraux, qui sont unis inférieurement, mais séparés en haut (fig. E). Il y a là un espace libre par où l'écorce fait saillie dans la moelle. La limite des deux régions devient nette à la maturité du fruit, à cause de la lignification des cellules médullaires; les cellules corticales demeurent cellulosiques.

Dans d'autres rameaux, les deux arcs libéroligneux sont complètement séparés l'un de l'autre (fig. F). Il n'y a, même dans ce cas, qu'un seul plan de symétrie, à cause de la forme des deux arcs.

Les arcs sont en réalité formés de faisceaux primaires et secondaires, rapprochés et unis par du tissu lignifié, dont

les cellules sont beaucoup plus petites que les cellules médullaires également lignifiées.

Pédoncules. — Les pédoncules verticaux ont des faisceaux en forme d'arcs, plus ou moins écartés. Le cylindre central est fermé. Cette disposition s'observe même dans les pédoncules verticaux, nés sur des rameaux dorsiventraux.

Dans les pédoncules inclinés, la dorsiventralité apparaît, non seulement dans l'écorce, mais aussi dans l'anneau libéro-

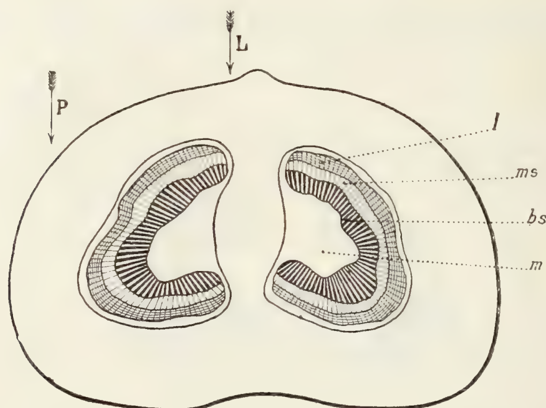


Fig. F. — *Viburnum Opulus :* coupe transversale schématique d'un pédicelle incliné. — Mêmes lettres que précédemment.

ligneux, qui est largement interrompu en haut et se sépare souvent en deux arcs latéraux isolés.

La symétrie bilatérale existe aussi dans le *Viburnum Lantana* L., quoique moins accentuée.

Spiræa Filipendula L.

La tige herbacée, dressée, ordinairement simple, se termine par un corymbe. Du sommet de la tige naissent un rameau axial petit, peu ramifié et terminé par une fleur, et plusieurs rameaux latéraux beaucoup plus développés.

Rameaux latéraux (fig. G). — Les rameaux latéraux sont inclinés et dorsiventraux. Il existe au-dessous de l'épi-

derme une assise à parois épaisses. La chlorophylle se localise dans quatre ou cinq assises du côté supérieur, dans deux ou trois seulement du côté opposé. Au-dessous, les cellules corticales sont à peu près dépourvues de chloroleucites. Les cellules de l'écorce sont plus grandes et plus nombreuses inférieurement.

Le cylindre central est rapproché de la face supérieure. Les faisceaux libéro-ligneux sont inégaux. La figure G représente une disposition fréquente. Il existe dans le plan médian et en haut un petit faisceau n'ayant que six vaisseaux. Sur les côtés se trouvent deux faisceaux plus gros, contenant de seize à vingt vaisseaux. Enfin, le cercle est complété par deux arcs latéro-inférieurs qui ne comprennent pas moins de soixante-dix à quatre-vingts vaisseaux. Ces derniers sont formés par la coalescence de plusieurs faisceaux; les files de cellules secondaires y sont beaucoup plus longues que dans les autres faisceaux.

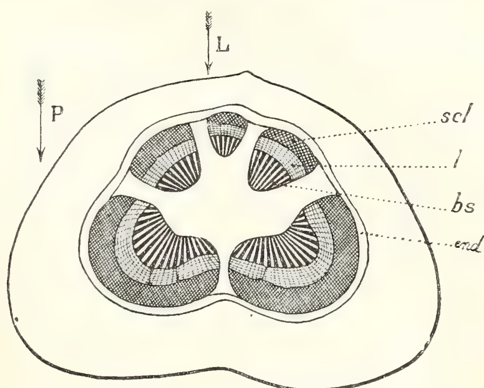


Fig. G. — *Spiræa Filipendula* : coupe transversale schématique d'un pédicelle incliné. — *scl*, sclérenchyme ; *end*, endoderme ; *l*, liber; *bs*, bois.

Des amas de sclérenchyme (*scl*) se développent dans le péricycle en face des faisceaux. Leur importance est en relation avec le développement du liber et du bois qu'ils accompagnent.

Les cinq faisceaux sont réunis par des cellules à membranes lignifiées, plus grandes que les cellules sclérenchymateuses.

Pédoncules.—Dans les pédoncules inclinés, la chlorophylle se développe surtout en haut et l'écorce est plus épaisse en bas. Les vaisseaux se groupent, avec plus ou moins de

netteté, en faisceaux rapprochés. En haut, il existe un espace dépourvu de tubes criblés et de vaisseaux.

Aucuba japonica Thunb.

L'inflorescence est une grappe composée dont les rameaux sont opposés.

Dans les rameaux inclinés, les cellules de l'épiderme et de l'écorce sont plus grandes inférieurement. Le cylindre central contient quatre faisceaux libéroligneux inégaux. Les deux faisceaux latéraux sont grands et rejetés légèrement vers le bas. Le faisceau médian inférieur est plus petit que le faisceau médian supérieur et peut manquer.

Teesdalia nudicaulis R. Br.

Les fleurs sont zygomorphes et disposées en grappe simple, corymbiforme. Dans l'inflorescence, les fleurs du centre sont jeunes, les fleurs qui les entourent sont plus avancées; les fleurs périphériques seules sont épanouies. Au moment où le fruit se développe, la fleur cesse de faire partie du faux corymbe terminal, par suite de l'allongement de la tige.

Les pédoncules très inclinés deviennent horizontaux. Ils sont bilatéraux. La section est elliptique; deux petites saillies se trouvent aux extrémités du grand axe. L'écorce peu épaisse est surtout chlorophyllienne du côté supérieur.

Le cylindre central aplati ne contient que deux faisceaux libéroligneux, situés à droite et à gauche du plan médian. Leur bord libérien est légèrement rejeté vers le bas. Le parenchyme central est lignifié.

Iberis amara L.

L'inflorescence de cette plante ressemble à celle du *Teesdalia*. C'est une grappe simple, raccourcie, corymbiforme.

Les fleurs sont zygomorphes et les pédoncules floraux, très inclinés, sont aplatis.

Les cellules de l'épiderme sont beaucoup plus grandes en bas. En haut, il existe des poils et la cuticule est plus épaisse.

L'écorce homogène a de grandes cellules du côté du sol. La chlorophylle se développe mieux sur la face ventrale.

Dans le cylindre central, on trouve deux faisceaux latéro-inférieurs, grands et légèrement déviés vers le bas, et quelques petits faisceaux, voisins du plan médian (un en bas, un ou deux en haut).

Coronilla glauca L.

Sur la face supérieure, les cellules épidermiques sont petites, hautes, la cuticule est épaisse.

Les cellules corticales, plus grandes et plus nombreuses du côté inférieur, rendent excentrique le cylindre central.

Il n'existe que deux faisceaux libéroligneux, situés de part et d'autre du plan médian (fig. H).

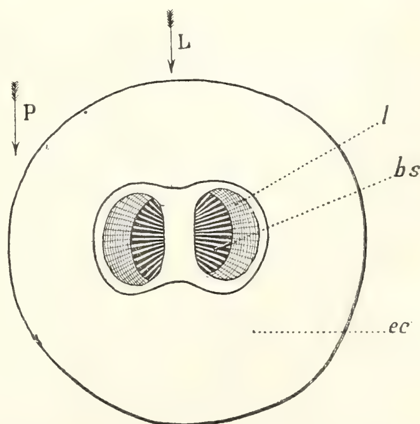


Fig. H. — *Coronilla glauca* : coupe transversale schématique d'un pédicelle de premier ordre. — *ec*, écorce ; *l*, liber ; *bs*, bois.

Dans le troisième groupe, se trouvent les plantes dont la dorsiventralité n'est indiquée par aucun caractère extérieur. L'organisation dorsiventrale y existe cependant à la fois dans l'écorce et dans le cylindre central.

Les rameaux inclinés sont souvent aplatis. Mais, dans quelques cas, cet aplatissement se superpose à l'organisation

dorsiventrale, sans coïncider nécessairement avec elle.

La chlorophylle est généralement plus abondante sur la face supérieure. L'écorce a ses cellules plus grandes et souvent plus nombreuses sur la face inférieure.

L'hypotrophie du système libéroligneux se manifeste soit quand l'anneau ligneux est continu, soit quand les faisceaux sont séparés. Souvent aussi, les faisceaux se disposent en deux arcs latéraux, isolés ou unis inférieurement.

QUATRIÈME GROUPE.

Un quatrième groupe peut être formé avec des plantes qui n'ont, comme les précédentes, aucun signe extérieur de dorsiventralité, mais dont le cylindre central ne présente pas de caractères nets de bilatéralité. L'organisation dorsiventrale se manifeste dans l'écorce seule ou dans l'écorce et l'épiderme.

Les pédicelles inclinés sont souvent aplatis. L'écorce renferme plus de chlorophylle sur la face supérieure. Elle est plus épaisse sur la face inférieure, soit par suite des dimensions plus grandes des cellules, soit par suite de leur nombre plus élevé. Le cylindre central est rapproché de la face supérieure.

Dans ce groupe, on peut placer les espèces suivantes : *Euphorbia helioscopia* L., *Rubus fruticosus* L., *Dianthus Carthusianorum* L., *Vitex incisa* Lmk., *Cornus sanguinea* L., *Ballota nigra* L., *Mellitis melissophyllum* L., *Salvia splendens* Ker., *Digitalis purpurea* L., etc.

Le calice des *Pelargonium* forme un éperon, concrescent avec le pédoncule floral. Le sépale ainsi prolongé en tube est uni au pédoncule sur presque toute la longueur de ce dernier. Grâce à cette concrescence, le pédoncule n'a qu'un plan de symétrie.

Dans le *Pelargonium zonale* Wild., l'inflorescence, qui est une cyme contractée semblable à une ombelle, est dressée.

Le sépale éperonné est constamment situé du côté supérieur et constamment soudé avec la face ventrale des pédoncules.

Dans le *Pelargonium hederæfolium* Hort., les inflorescences sont pendantes. L'axe qui porte la fausse ombelle est horizontal. Il en résulte que la face des pédoncules qui est tournée vers le haut est une face morphologiquement quelconque. C'est cette face du haut qui est soudée à l'éperon du calice.

Dans les deux espèces, la fleur a donc la même orientation dans l'espace, le sépale éperonné est en haut. Mais par suite de la position différente de leurs inflorescences dans l'espace, la face des pédoncules soudée à cet éperon est toujours la face ventrale dans le *P. zonale*; c'est une face quelconque dans le *P. hederæfolium*.

Le plan de symétrie de la fleur et de son pédoncule est vertical dans les deux cas.

Les faits principaux qui ressortent des descriptions de ce premier chapitre seront exposés dans les conclusions.

Constatons pour le moment la fréquence du phénomène de la dorsiventralité et l'orientation oblique sur l'horizon des rameaux dorsiventraux.

III. — EXPÉRIENCES

L'anatomie comparée nous montre que le phénomène de la dorsiventralité se manifeste quel que soit le mode de ramification de l'inflorescence, quelle que soit la structure de la plante.

Étant donnée l'orientation inclinée sur l'horizon des rameaux dorsiventraux, il y a lieu de se demander quelle est l'influence des agents extérieurs sur le phénomène.

Les deux facteurs dont l'action semble devoir être prépondérante sont la radiation solaire et la pesanteur.

L'*éclairement* des diverses faces d'un rameau incliné n'est pas égal. La face supérieure reçoit directement les rayons solaires; la face inférieure n'est éclairée que par la lumière diffuse, ou tout au moins elle ne reçoit d'insolation directe que pendant un laps de temps fort court. De là une différence de conditions, qui peut faire apparaître entre les deux faces une différence de constitution et déterminer la formation d'une *face de lumière* et d'une *face d'ombre.*

En ce qui concerne la *pesanteur*, la face supérieure et la face inférieure sont dans des *conditions mécaniques* différentes. Le pédicelle incliné a, comme point fixe d'insertion, l'une de ses extrémités. Il porte des rameaux, des fleurs et des fruits. Le poids de ces organes tend à l'incurver vers le sol, et cela d'autant plus que le rameau est plus incliné, la composante verticale de cette force croissant avec l'inclinaison du rameau. Les tissus qui forment la portion du pédicelle tournée vers le sol doivent résister à une compression ; les tissus de la face opposée subissent au contraire un étirement. Le rameau réagit, puisqu'il s'in-

curve vers le haut. On peut donc se demander si la pesanteur ne détermine pas la formation d'une *face du haut* et d'une *face du bas.*

Je me suis proposé d'agir sur les rameaux pendant le cours de leur développement, depuis leur apparition sur la plante jusqu'à la maturité des fleurs ou des fruits, en modifiant les conditions d'éclairement et les conditions mécaniques.

Pour obtenir un renversement des conditions normales, il faut retourner les rameaux sans les détacher de la plante mère. Deux procédés ont été employés.

Je maintiens la tige incurvée, à l'aide d'un poids suspendu à son extrémité par un fil (fig. 3, Pl. X). L'inflorescence se trouve alors renversée : la face inférieure des rameaux est tournée vers le haut et la face supérieure vers le sol. En incurvant de bonne heure une tige jeune, avant l'apparition de l'inflorescence, celle-ci se développe dans la position renversée.

On obtient le même résultat en retournant la plante entière (fig. 1 et 2, Pl. X). La plante, mise en pot, est renversée la tige en bas, la racine en haut. Deux traverses de bois, parallèles et écartées de quelques centimètres, sont maintenues horizontales, à la hauteur de $1^m,50$ au-dessus du sol, au moyen de pieux. Les pots retournés sont placés sur ces traverses, et reposent chacun sur deux demi-disques de verre, échancrés au milieu pour le passage de la tige et destinés à retenir la terre. Le trou, qui est percé au fond du pot, suffit à l'arrosage. Pour éviter le recourbement de la tige vers le haut, on suspend un poids à son extrémité, et on déplace le point d'attache du fil à mesure que la tige s'allonge. On obtient ainsi des tiges rectilignes. La plante donne des fleurs et des fruits.

Pour modifier la direction d'éclairement, je me sers de caisses de bois, noircies intérieurement au vernis japonais (*c*, fig. 4, Pl. X). L'inflorescence est placée, dès le moment de sa formation, dans l'intérieur de la caisse, qui n'est

ouverte que d'un seul côté. Un miroir plan (m) est fixé en face de l'ouverture pour réfléchir les rayons solaires. On peut ainsi éclairer l'inflorescence, soit par-dessous comme le représente la figure 4 de la Planche X, soit par une de ses faces latérales, en laissant la caisse ouverte sur le côté.

Le retournement des rameaux permet d'étudier l'influence de la pesanteur. Mais c'est en suspendant un poids supplémentaire à l'extrémité du rameau ou à l'une de ses branches que j'ai pu établir le plus nettement les effets de cet agent sur la structure. Le rameau supporte alors un poids plus grand que le poids normal, et les différences de conditions mécaniques des deux faces du haut et du bas sont exagérées. L'addition de ce poids se fait, soit sur un rameau de position normale, soit sur un rameau retourné. Il faut éviter de rendre le rameau pendant ; pour cela, le poids doit être d'abord très léger, et doit être augmenté pendant le développement du rameau.

L'orientation des fleurs zygomorphes dans l'espace a été étudiée par M. Noll (1). L'auteur distingue deux sortes de fleurs. Les unes, dites *essentiellement zygomorphes*, ont dans l'espace une orientation fixe, qu'elles reprennent quand on les écarte de cette position. D'autres, dites *non essentiellement zygomorphes*, ont une orientation indifférente. J'ai vérifié l'exactitude de ces résultats. C'est ainsi que les fleurs de la Scrofulaire, de la Pensée, sont essentiellement zygomorphes. Au contraire, les fleurs des Ombellifères s'épanouissent dans n'importe quelle position. Je n'insisterai pas, dans les descriptions qui vont suivre, sur l'orientation des fleurs, décrite avec beaucoup de soin par M. Noll. Je m'occuperai seulement de l'anatomie des pédicelles expérimentés, qui n'a pas été étudiée.

J'ai choisi pour mes expériences des espèces appartenant

(1) Fritz Noll, *Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben* (Arbeiten d. bot. Inst. Würtzburg, Bd III, Heft 2 et 3, 1888).

à chacun des groupes exposés dans le deuxième chapitre de ce travail.

Heracleum Sphondylium.

A. — Rameaux de l'ombelle.

1. *Changement d'orientation.* — Si l'on coupe dans une ombelle très jeune tous les rameaux sauf un, en ne laissant subsister qu'un pédicelle périphérique, ce pédicelle se redresse et devient presque vertical.

Le rameau s'arrondit. L'orientation des côtes ventrales se modifie et devient radiale. Il y a indication de côtes sur la face dorsale.

La chlorophylle est plus abondante sur cette face qu'à l'état normal; le tissu chlorophyllien s'y développe beaucoup. Mais la face ventrale est plus différenciée au point de vue de l'assimilation.

Les faisceaux libéroligneux des deux groupes *a* et *b* alternent régulièrement.

Il y a donc, à la suite du changement d'orientation, une atténuation marquée de la dorsiventralité.

2. *Éclairement par-dessous.* — Une ombelle très jeune est placée dans une caisse ouverte inférieurement (fig. 4, Pl. X). Un miroir (*m*) réfléchit la lumière solaire. L'ombelle est éclairée par-dessous.

A maturité, on constate que les rameaux sont beaucoup plus inclinés vers le sol qu'à l'état normal. Les rameaux périphériques sont maintenant inclinés au-dessous de l'horizon.

La section des rameaux périphériques a pris la forme d'un trapèze dont la grande base est vers le haut (fig. 8, Pl. XI). Grâce à cette déformation, le rameau reçoit la lumière réfléchie, non seulement sur la face inférieure, mais encore sur les faces latérales.

Des poils se développent du côté inférieur; mais les cellules épidermiques restent plus grandes en bas qu'en haut.

Les côtes ventrales s'écartent. Le collenchyme dorsal se condense en cordons étroits. Les cellules collenchymateuses conservent leurs caractères histologiques.

Le tissu chlorophyllien se développe largement sur la face dorsale et sur les faces latérales. Les rubans chlorophylliens sont élargis et continus, les cellules y sont légèrement palissadiques et très chlorophylliennes. Les chloroleucites envahissent aussi les cellules corticales internes. Sur la face ventrale, le changement est moins grand, bien que cette face ne reçoive plus que de la lumière diffuse. Cependant, les sillons sont moins profonds, les palissades moins nettes et les chloroleucites moins nombreux qu'à l'état normal.

Les cellules de l'écorce interne et les canaux sécréteurs conservent leurs dimensions plus grandes en bas.

Les faisceaux libéroligneux *a*, situés en face du collenchyme, ne présentent de modifications notables que dans leur position. Il y a écartement des faisceaux du haut. Les faisceaux intermédiaires *b* sont tout autrement disposés qu'à l'état normal. Il existe des faisceaux *b* en haut et en bas, il n'y en a pas sur les côtés.

Les modifications histologiques des tissus portent donc surtout sur le tissu chlorophyllien et sur l'épiderme.

En ce qui concerne la disposition des tissus, la déformation est grande. Sur la face ventrale, les côtes s'écartent, les sillons cessent d'être profonds. Sur la face dorsale éclairée, les rubans chlorophylliens s'élargissent, les cordons collenchymateux se rétrécissent.

La disposition des faisceaux libéroligneux est modifiée. Les choses se passent comme si l'écartement des faisceaux *a* suivait la même loi que l'écartement des cordons collenchymateux et comme si le développement des faisceaux *b* dépendait uniquement de la grandeur de l'espace laissé libre entre les faisceaux *a*. Nous verrons que cette conclusion s'applique à toutes les expériences suivantes.

Le renversement des conditions d'éclairement ne suffit

donc pas à produire un renversement de la dorsiventralité. Il en modifie seulement les caractères.

3. *Éclairement unilatéral.* — Plaçons une ombelle, non encore sortie des bractées qui l'enveloppent, dans une caisse noircie et ouverte sur un de ses côtés. L'ouverture est tournée au midi. L'ombelle est retenue par un fil destiné à empêcher la tige de s'incurver vers la lumière.

Dans ces conditions, certains rameaux périphériques reçoivent la lumière sur une de leurs faces latérales (fig. 9, Pl. XI). Ces rameaux n'ont que deux côtes dressées sur la face ventrale (A, B). La troisième (C), déplacée, se trouve occuper le bord inférieur de la face latérale éclairée. Elle ne forme qu'une légère saillie.

Les cellules de l'épiderme sont plus grandes en bas qu'en haut. Mais elles sont plus hautes et la cuticule est plus épaisse sur la face latérale éclairée que sur la face d'ombre. Des poils existent du côté de la lumière.

La face ventrale est occupée par un cordon chlorophyllien. Le second cordon forme la face latérale éclairée (*cl.* 1). Il est donc déplacé et étalé en surface plane, perpendiculairement à la direction d'incidence de la lumière. Les cellules y sont palissadiques et très chlorophylliennes. La face latérale opposée est occupée par un cordon moins large, moins riche en chloroleucites et moins palissadique. Les autres bandes chlorophylliennes, situées dans la région actuellement à l'ombre, sont étroites : les cellules, rares et isodiamétriques, ne contiennent que quelques chloroleucites (*cl.* 2).

Le cordon collenchymateux de la côte C ressemble, par la grandeur de ses cellules et par la faible épaisseur et le peu de rigidité de ses membranes, au collenchyme des amas inférieurs (*co.* 2, fig. 19, Pl. XIII). En cessant d'appartenir à la face du haut, il a donc pris le caractère du collenchyme de la face du bas. C'est la pesanteur et non la lumière qui produit cette modification, puisque le cordon C est éclairé comme la côte B. Les cordons collenchymateux inférieurs se sont resserrés.

Les cellules de l'écorce interne et les canaux sécréteurs sont plus grands en bas.

Le cylindre central, au lieu d'être aplati, est circulaire. Sa section occupe, sur les coupes, une surface relativement moins grande qu'à l'état normal.

Les faisceaux *a* sont inégaux : les deux plus grands sont situés sous les côtes ventrales. Les faisceaux *b* affectent une disposition autre que dans les rameaux normaux. Ceux du bas manquent. Ceux du haut sont au contraire bien développés : le plus grand se trouve du côté éclairé.

L'éclairement unilatéral a donc transformé le rameau. Le diamètre transversal est plus court qu'à l'état normal. L'aplatissement dorsiventral a disparu. Le rameau manifeste donc une tendance à s'aplatir perpendiculairement à la direction d'éclairement.

La face latérale éclairée s'est transformée en face de lumière par déplacement des cordons chlorophylliens. C'est une région héréditairement chlorophyllienne qui s'oriente vers la lumière, au lieu d'occuper sa position normale. Cette surface est plane et n'a pas la forme d'un sillon.

Cette modification est accompagnée du déplacement de l'une des côtes et d'un changement dans la nature de son collenchyme. Ce changement de nature n'est pas dû à l'action de la lumière, puisque ce tissu est resté du côté éclairé. Il semble devoir être rattaché à sa position du côté du bas, c'est-à-dire à l'action de la pesanteur.

Du côté de l'ombre, les cordons chlorophylliens et les cordons collenchymateux sont étroits et peu importants.

L'écorce est toujours plus épaisse en bas.

Il existe donc une face du haut et une face du bas indépendantes de la face de lumière et de la face d'ombre.

Le cylindre central est lui-même déformé. Les faisceaux *a* ont suivi le déplacement des cordons collenchymateux. Les faisceaux *b* se sont formés là où l'intervalle entre les faisceaux précédents était assez grand pour permettre leur développement.

Le rameau est devenu complètement asymétrique.

4. *Addition d'un poids supplémentaire.* — Exagérons l'influence de la pesanteur sans modifier la direction d'éclairement. Pour cela, au poids du rameau et de ses fruits, ajoutons un poids supplémentaire, suspendu par un fil, soit à son extrémité, soit à l'un des pédoncules qu'il porte (*r*, fig. 5, Pl. X). Le poids est assez léger pour que le rameau le soutienne, sans devenir pendant. Les différences de conditions mécaniques des deux faces du rameau sont exagérées.

Le rameau reste court, mais devient plus gros qu'à l'état normal. La figure 10 de la Planche XI se rapporte non à un rameau périphérique, mais à un rameau moyen de l'ombelle soumis aux mêmes conditions. Elle peut servir à suivre la description que je donne ici, les déformations étant les mêmes.

Les dimensions des cellules épidermiques sont fortement accrues sur la face du bas; elles sont plus faibles qu'à l'état normal sur la face du haut.

Les côtes de la face ventrale (A, B, C) sont moins saillantes que dans les pédicelles normaux . Le collenchyme s'y développe abondamment; les cordons de soutien sont enfoncés dans l'écorce. Les cellules sont très nombreuses, et très petites; les membranes fortement épaissies sur leurs angles (*co.* 1, fig. 15, Pl. XII). C'est un tissu de soutien plus différencié qu'il n'eût été. Le phénomène inverse se produit sur la face du bas. Le tissu perd l'aspect de collenchyme : les cellules sont très grandes, courtes, les membranes à peine plus épaisses que celles du parenchyme (*co.* 2, fig. 16, Pl. XII). Des cordons de soutien supplémentaires apparaissent vers le haut, au-dessous du tissu chlorophyllien (*co'.* 1, fig. 10, Pl. XI).

Les chloroleucites sont abondants dans les petites cellules palissadiques des sillons de la face supérieure (*cl.* 1, fig. 17, Pl. XII), rares et épars dans les cellules agrandies et isodiamétriques de la face inférieure (*cl.* 2, fig. 18, Pl. XII).

Les sillons supérieurs sont plus larges et moins profonds qu'à l'état normal.

L'inégalité de dimensions des cellules des deux faces, que je viens de signaler pour les cellules du collenchyme et du tissu chlorophyllien, existe aussi pour les cellules du parenchyme cortical et pour les canaux sécréteurs. La lumière des canaux sécréteurs du haut est souvent aplatie.

Les cellules corticales sont plus nombreuses en bas. L'écorce est donc beaucoup plus épaisse en bas qu'à l'état normal.

Dans le cylindre central, bien plus rapproché de la face ventrale que de la face dorsale, les faisceaux libéroligneux *a* inférieurs sont devenus grands : leur section est plus allongée de haut en bas et le nombre des vaisseaux a augmenté. Les faisceaux *b* existent partout.

Quand le poids surajouté est lourd, le pédicelle devient pendant. La partie basilaire est fortement incurvée. Dans cette partie courbe, les faisceaux prennent, du côté du sol, c'est-à-dire du côté concave de la courbure, un très grand développement. L'hypotrophie se manifeste de la façon la plus nette.

L'addition d'un poids supplémentaire accentue la dorsiventralité. La différence de dimensions des cellules composant les deux faces du haut et du bas s'exagère, ainsi que l'excentricité du cylindre central. Le caractère de soutien du collenchyme s'accentue en haut et s'atténue en bas.

Le rapport des dimensions du cylindre central et de l'écorce a diminué. L'augmentation de diamètre du rameau est due surtout au grand développement de l'écorce en bas et sur les côtés.

5. *Renversement des conditions d'éclairement et des conditions mécaniques.* — Pour renverser ces deux ordres de conditions, il suffit de retourner le rameau, de façon que la face ventrale soit orientée vers le bas et la face dorsale vers le haut. Nous avons vu qu'on obtient ce résultat, soit en incurvant la tige qui porte l'ombelle (fig. 3, Pl. X), soit en renver-

sant la plante entière de haut en bas (fig. 2, Pl. X).

Dans une ombelle renversée dès le moment de sa formation, les rameaux en s'accroissant se redressent et s'incurvent vers le haut. Il se produit souvent, indépendamment de cette incurvation, une torsion du rameau sur lui-même.

Étudions un des rameaux périphériques incurvé, mais non tordu.

Le contour de la coupe transversale est profondément modifié (fig. 11, Pl. XI). La face dorsale, tournée vers le haut, s'est légèrement plissée : il y a indication de côtes (D, E, F) et de sillons. Sur la face ventrale, tournée vers le sol, la côte médiane (B) n'a pas changé de place ; mais les côtes voisines (A, C) sont déviées et reportées sur les faces latérales. Au lieu de former des saillies perpendiculaires à la face ventrale et verticales, elles se dressent sur les côtés du rameau et se développent dans un plan horizontal.

Les caractères du tissu collenchymateux sont modifiés. Les cellules sont plus petites et les membranes plus épaissies aux angles sur la face dorsale que dans la côte B.

Le tissu chlorophyllien est devenu légèrement palissadique sur la face dorsale. Les surfaces chlorophylliennes y sont plus grandes qu'à l'état normal. Mais sur la face ventrale, actuellement à l'ombre, les modifications sont peu nettes. Toutefois, les cellules palissadiques y sont plus courtes et plus grandes qu'à l'état normal.

L'écorce interne a ses caractères intervertis. Les grandes cellules se trouvent du côté ventral, face du bas. Le cylindre central est déplacé de la face ventrale vers la face dorsale, c'est-à-dire de bas en haut.

Pas de modifications dans les faisceaux libéroligneux *a*, si ce n'est dans leur écartement. Les faisceaux *b* ont au contraire une disposition inverse de leur situation normale : ceux de la face dorsale manquent, ceux de la face ventrale sont bien développés.

Le retournement du rameau, quoique renversant les conditions naturelles, ne produit pas un renversement complet

de la structure. Cependant, malgré la persistance de certains caractères héréditaires, la modification dans la disposition relative des tissus et dans leur nature histologique est profonde. Beaucoup de caractères sont intervertis. Notons l'inversion dans la disposition des faisceaux *b*.

6. *Renversement et exagération des conditions.* — L'ombelle étant dans la position normale, je recourbe un des rameaux périphériques très jeune, de façon à le faire passer entre les autres rayons de l'inflorescence et à rabattre vers le sol la face ventrale (fig. 6, Pl. X). Le pédicelle est maintenu dans cette position au moyen d'un poids, attaché par un fil soit à son extrémité, soit à l'un des pédoncules qu'il porte.

Le rameau rabattu tourne vers le sol sa face ventrale et vers le haut sa face dorsale. Les conditions naturelles sont renversées. Elles sont en outre exagérées. L'influence de la pesanteur est accrue par l'addition du poids supplémentaire. Quant à la lumière, la face ventrale, étant donnée sa position, reçoit moins de lumière diffuse que n'en reçoit normalement la face dorsale.

Quand le rameau a atteint son complet développement, on constate un renversement de structure, renversement accentué par l'exagération des caractères. Nous allons retrouver ici les faits déjà décrits dans l'expérience n° 4, avec cette différence que la face supérieure est maintenant la face dorsale et la face inférieure la face ventrale.

Les dimensions des cellules épidermiques sont réduites sur la face dorsale, face du haut ; elles ont beaucoup augmenté sur la face ventrale, face du bas. Les cellules sont plus étroites et plus hautes, la cuticule plus épaisse en haut. Des poils apparaissent sur la face dorsale, qui reçoit la lumière solaire directe.

Des côtes très nettes se forment sur la face dorsale, tournée vers le haut (D, E, F, fig. 12, Pl. XI) ; les cellules collenchymateuses, petites et longues, ont des membranes fortement épaissies sur les angles ; elles sont disposées en cor-

dons massifs. Ventralement, les côtes A, B, C des rameaux normaux cessent d'être saillantes ; elles forment seulement les angles du rameau mis en expérience. Le collenchyme a perdu là son caractère de soutien : les cellules sont grandes et courtes, les membranes peu épaissies. La surface qu'elles occupent sur les coupes est fortement accrue.

L'inversion des caractères du tissu chlorophyllien, sans être complète, est très curieuse. Ce tissu tapisse les sillons profonds qui se sont formés sur la face dorsale et occupe une grande surface ; à l'état normal, il n'y avait là que des traînées étroites et discontinues. Sur les autres faces, les sillons ont au contraire disparu et les cordons chlorophylliens se sont rétrécis.

Les cellules de la face dorsale ont de nombreux chloroleucites serrés ; elles sont petites, nombreuses et palissadiques. Celles de la face ventrale sont au contraire très grandes, moins nombreuses qu'à l'état normal et les chloroleucites y sont rares et très espacés. Mais elles sont demeurées palissadiques (fig. 20, Pl. XIII) ; ce caractère héréditaire s'est conservé. Cependant elles sont relativement moins allongées qu'à l'état normal et elles sont démesurément agrandies.

L'écorce interne est beaucoup plus épaisse en bas : les cellules de la face ventrale ont acquis de grandes dimensions, ainsi que les canaux sécréteurs. Sur la face dorsale, les dimensions des cellules et des canaux sécréteurs sont plus faibles qu'à l'état normal.

Le cylindre central est fortement déplacé vers la face dorsale.

Les faisceaux libéroligneux *a* de la face ventrale, côté du sol, ont des cellules ligneuses plus grandes et plus nombreuses et des vaisseaux plus abondants qu'à l'état normal. Ces faisceaux sont plus grands que les faisceaux du haut.

L'écartement de ces faisceaux est modifié, comme l'écartement des cordons collenchymateux. Les faisceaux *b* sont restés petits ou ont disparu dorsalement ; ils sont grands ventralement.

Le renversement avec exagération des différences de conditions des deux faces produit un renversement de structure. Cette modification est accompagnée d'une exagération des caractères de la dorsiventralité.

7. Les *rameaux médians de l'ombelle*, soumis aux mêmes conditions expérimentales, subissent des déformations analogues. C'est ainsi que, lorsqu'on les incline en leur faisant supporter un poids supplémentaire, ils deviennent profondément dorsiventraux (Voy. la figure 10 de la Planche XI).

Des expériences qui précèdent se dégagent les faits suivants :

En ce qui concerne la structure histologique des tissus, la face éclairée devient une face assimilatrice, caractérisée par la présence de cellules épidermiques hautes, à cuticule épaisse et portant des poils, et de cellules chlorophylliennes plus ou moins nettement palissadiques et riches en chloroleucites. La face opposée, placée à l'ombre, ne contient que peu de chloroleucites et peu de cellules chlorophylliennes. Le caractère palissadique s'accentue sur la face éclairée et s'atténue sur la face d'ombre.

La face tournée vers le haut a des cellules épidermiques, des cellules corticales et des canaux sécréteurs de faibles dimensions, du collenchyme à membranes épaissies aux angles et à cavités cellulaires petites et longues. La face du bas possède au contraire des cellules épidermiques, des cellules corticales et des canaux sécréteurs plus grands, du collenchyme moins différencié comme tissu de soutien. Cette différence se rattache à l'influence de la pesanteur.

Elle est en effet exagérée par l'addition d'un poids supplémentaire suspendu au rameau. Dans un rameau surchargé, les cellules deviennent très grandes du côté du sol et elles se multiplient ; elles restent plus petites qu'à l'état normal du côté du haut. Le collenchyme accentue son caractère de soutien en haut et l'atténue en bas.

En ce qui concerne la forme du rameau, la surface

éclairée s'étale à la lumière et le rameau subit un aplatissement perpendiculairement à la direction d'éclairement.

L'addition d'un poids supplémentaire atténue les sinuosités sur la face du haut.

Toutes les fois que la face éclairée directement est la face du haut, le plissement de cette surface s'accentue. Ce fait paraît en contradiction avec ce qui a été dit relativement à l'aplatissement de la face éclairée. Cela tient à ce que, dans ce cas particulier, la face du haut, qui a un rôle de soutien, coïncide avec la face de lumière, dont le rôle est l'assimilation. Le plissement permet le développement du tissu de soutien dans les côtes et l'étalement du tissu chlorophyllien dans les sillons. La disparition des saillies sur la face opposée s'explique par le rôle différent que remplit cette face.

La grandeur et la disposition des faisceaux libéroligneux sont soumises à la double influence de la lumière et de la pesanteur. Les faisceaux *a* sont plus grands sous les côtes. Cependant, l'addition d'un poids supplémentaire accroît les dimensions des faisceaux situés du côté du sol. L'intervalle qui sépare deux faisceaux *a* voisins est en relation avec l'écartement des cordons collenchymateux de l'écorce.

Les faisceaux *b* se développent dans cet intervalle lorsqu'il est assez grand. Ils y prennent d'autant plus d'importance que cet intervalle est plus large. La présence des faisceaux *b* dans une région déterminée est sous la dépendance de la forme du cylindre central, forme qui se modifie parallèlement au contour extérieur du rameau et qui est le résultat de l'action des facteurs extérieurs.

B. — Rameaux de l'ombellule.

1. *Changement d'orientation.* — Dans le cours des expériences précédentes, l'orientation dans l'espace des pédoncules floraux est souvent modifiée.

Les rameaux périphériques de l'ombellule, qui se développent verticalement, manifestent une tendance au retour

au type radiaire. Le type de l'écorce de ces rameaux est normalement ternaire et demeure ternaire, tandis que, dans les rameaux naturellement verticaux, le type est habituellement quinaire. Les trois cordons chlorophylliens deviennent presque semblables entre eux. Il en est de même des trois cordons collenchymateux. Les canaux sécréteurs corticaux sont cependant souvent au nombre de cinq, au lieu de trois.

Il existe cinq faisceaux libéroligneux. Les deux faisceaux latéraux sont encore prédominants, ils ont trois canaux sécréteurs libériens et dix à douze vaisseaux. Les trois autres faisceaux sont plus grands qu'à l'état normal : ils possèdent un ou deux canaux sécréteurs libériens et trois à six vaisseaux.

2. *Augmentation du poids à porter.* — Au moyen d'un fil attaché au-dessous de la fleur, on fait supporter au rameau un poids léger, un morceau de liège ou de bois. La fleur se développe.

Le rameau s'arrondit, le diamètre vertical s'allonge. Les cellules épidermiques du bas s'agrandissent. Le cordon collenchymateux supérieur acquiert des cellules étroites et des membranes épaissies aux angles. En bas, les deux cordons de collenchyme se distinguent peu des cellules voisines.

Les cellules chlorophylliennes, les cellules corticales et les canaux sécréteurs du bas accroissent leurs dimensions.

Le cylindre central s'éloigne de la face inférieure. Les deux faisceaux libéroligneux latéraux se rapprochent de la ligne médiane et sont déviés, comme si leur bord libérien était entraîné vers le bas.

3. *Éclairement par-dessous.* — La chlorophylle devient beaucoup plus abondante en bas qu'à l'état normal. Le ruban chlorophyllien inférieur devient large. La cuticule de l'épiderme s'épaissit de ce côté.

Les pédoncules fournissent donc des résultats concordants avec ceux que nous avons observés dans les rayons de l'ombelle. Il faut noter l'entraînement et la déviation vers le bas

des faisceaux libéroligneux latéraux, que nous retrouverons dans d'autres plantes.

Daucus Carota.

A. — Rameaux de l'ombelle.

1. *Changement d'orientation.* — Il m'a été permis d'observer un cas tératologique de concrescence de deux plants de Carotte.

Deux tiges étaient accidentellement concrescentes sur toute leur longueur. Les renflements terminaux portant les deux ombelles étaient eux-mêmes soudés. Les rameaux des ombelles étaient complètement indépendants et, grâce à la persistance des deux involucres adossés l'un à l'autre, il était facile de distinguer les deux inflorescences.

Le schéma ci-contre (fig. J) représente une section faite par le plan de soudure des deux tiges et montre les rameaux périphériques de l'une des deux ombelles.

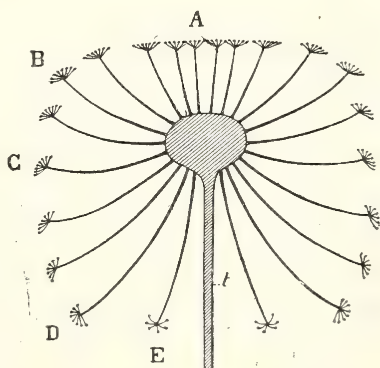


Fig. J. — *Daucus Carota :* section à travers deux tiges accidentellement concrescentes. — La section est parallèle au plan de concrescence et montre les rayons périphériques (A, B, C, D, E) de l'une des deux ombelles ; *t*, tige.

On voit que ces rameaux, au lieu d'être presque égaux, se sont diversement allongés. Les plus longs sont en bas, les plus courts en haut. La longueur, minima pour le rameau A, croît progressivement jusqu'au rameau B ; elle décroît ensuite et passe par un nouveau minimum en C, pour croître jusqu'en D.

Ces rameaux ont dans l'espace toutes les orientations possibles. Normalement ils auraient été horizontaux.

Les autres rayons de l'ombelle ont une orientation oblique.

Examinons les rayons périphériques. Leur structure n'est pas la même pour tous.

Ceux d'entre eux qui sont inclinés (B, C) sont tordus de façon à ramener vers le haut leur face ventrale. L'aplatissement est plus grand qu'à l'état normal. Leur structure est peu modifiée.

Il n'en est pas de même pour les rameaux périphériques développés verticalement. Les rameaux verticaux dressés, tels que le rameau A, sont revenus au type radiaire. Des côtes existent sur tout le pourtour. Les amas de collenchyme ont à peu près la même forme et la même structure. Les sillons sont occupés par du tissu chlorophyllien. Les cellules de l'écorce interne sont semblables entre elles ; il en est de même des canaux sécréteurs. Le cylindre central est régulier. Il est difficile de reconnaître de quel côté se trouve la face ventrale.

Ce retour à la symétrie radiaire peut être causé, il est vrai, par le changement dans le mode de nutrition du rameau. Le pédicelle occupe, en effet, par rapport à l'ensemble des deux inflorescences, une position médiane et non périphérique. Le mode de vascularisation est troublé par la concrescence des deux tiges et de leurs renflements terminaux.

Ce fait peut avoir une influence sur la symétrie des rameaux dressés. Il n'en a certainement aucune sur celle des rameaux verticaux pendants tels que E, dont la position sur le bord du renflement terminal n'a pas changé. Ces rameaux pendants ont pris le type radiaire, quoique d'une manière moins complète et avec de tout autres caractères.

Les côtes et les sillons sont effacés. Les sillons ont fait place à des surfaces planes. Le contour est anguleux ; le collenchyme soutient les angles du rameau, au nombre de quatre. L'une des surfaces assimilatrices est pauvre en chlorophylle relativement aux autres ; c'est celle de la face dorsale. Il faut remarquer que cette région eût été dépourvue de chlorophylle dans le rameau normal et que l'involucre persistant met cette partie à l'abri de la lumière.

Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de huit: quatre sous le collenchyme, quatre sous le tissu assimilateur.

Il est permis de considérer cette structure comme un retour au type radiaire, par comparaison avec la structure qu'eût prise ce rameau dans les conditions normales. Quant à la disparition des côtes, elle s'explique par le rôle particulier que joue le collenchyme dans ce rameau pendant. Le collenchyme réagit ici par élasticité d'étirement, tandis que, dans les rameaux dressés, c'est l'élasticité de compression qui intervient. De là sans doute les différences morphologiques observées entre les rameaux dressés et les rameaux pendants.

J'ai essayé de reproduire expérimentalement des conditions analogues. Je renverse un plant de Carotte la tige en bas en lui faisant supporter un poids au moyen d'un fil. Il est possible de disposer le fil de façon que l'ombelle se trouve déjetée d'un seul côté. Au moment de l'épanouissement, la surface formée par l'ensemble des fleurs est verticale, au lieu d'être horizontale. Les rameaux se disposent comme dans le cas précédent et leurs longueurs relatives sont comparables à celles que j'avais constatées dans le cas tératologique.

La torsion des rameaux périphériques inclinés se produit et ramène vers le haut la face ventrale. Leur aplatissement est accentué. Dans les rameaux développés verticalement, l'aplatissement est moindre. Le rapport des diamètres rectangulaires de la section est de $\frac{2}{3}$ au lieu de $\frac{1}{3}$. Les rameaux dressés ont des côtes et des sillons sur toutes leurs faces; les rameaux pendants manifestent au contraire une tendance à l'effacement des sinuosités extérieures.

L'expérience confirme, dans une large mesure, les faits tératologiques observés et montre que les modifications de structure constatées sont liées en grande partie à l'orientation des rameaux dans l'espace.

2. *Éclairement par-dessous.* — Une ombelle jeune est recouverte d'une caisse, constituant écran. La lumière ne pénètre que par-dessous, réfléchie par un miroir. Les rameaux s'inclinent vers le bas, ainsi que les bractées de l'involucre. Dans les involucelles, les bractées nées du côté éclairé sont grandes et vertes ; celles qui se trouvent du côté opposé sont petites et incolores.

Les rameaux sont déformés. Les pédicelles périphériques, qui normalement sont très aplatis de haut en bas, sont maintenant aplatis perpendiculairement à cette direction. Leur section a la forme d'un trapèze, dont la grande base est vers le haut et la petite vers le bas. Elle a donc quatre faces : une supérieure, qui ne reçoit que très peu de lumière diffuse, et trois autres tournées vers la lumière réfléchie par le miroir.

Les bractées de l'involucre empêchent l'éclairement de la face inférieure. Aussi le tissu chlorophyllien se développe-t-il surtout abondamment sur les faces latérales. Si l'on a eu soin de couper les bractées, la face inférieure mise à nu devient très chlorophyllienne. Le tissu palissadique se développe sur les faces éclairées. La face supérieure est peu modifiée, quoique étant à l'ombre; les palissades y sont moins allongées qu'à l'état normal.

Le collenchyme de la face dorsale s'est condensé de façon à occuper une surface moins grande.

L'écorce interne n'est pas modifiée.

Le cylindre central a pris la même forme que le contour extérieur du rameau. Les faisceaux *b* de la face supérieure ont augmenté de dimensions ; ceux de la face inférieure sont plus petits, par suite des changements survenus dans l'écartement des faisceaux *a*.

Dans les rameaux moyens de l'ombelle, l'influence de la lumière se manifeste par le grand développement du tissu assimilateur sur la face dorsale éclairée et par la déformation du rameau.

3. *Addition d'un poids supplémentaire.* — Le rameau

périphérique surchargé demeure plus court, mais devient plus gros que les autres.

La dissemblance des deux faces s'est accentuée (fig. K), bien que le contour soit devenu ovale et que les sinuosités aient presque complètement disparu.

Les cellules de l'épiderme sont petites en haut ; elles deviennent au contraire très grandes et larges en bas.

Les cordons de collenchyme du haut (*co.* 1) sont formés de massifs de petites cellules, dont les angles sont forte-

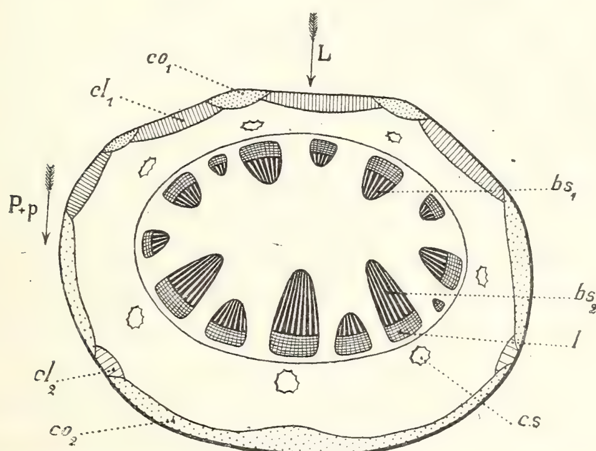


Fig. K. — *Daucus Carota* : rameau périphérique de l'ombelle supportant un poids supplémentaire. — *co.* 1 et *co.* 2, collenchyme ; *cl.* 1 et *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *c. s.*, canal sécréteur ; *l*, liber ; *bs.* 1 et *bs.* 2, bois.

ment épaissis. Ils sont moins saillants extérieurement qu'à l'état normal.

Les cordons de la face dorsale sont fusionnés, de sorte que le collenchyme s'étend en couche continue sous l'épiderme. La cavité est grande, les membranes minces (*co.* 2). Ces cellules se distinguent à peine du parenchyme cortical.

Les cordons chlorophylliens sont larges et riches en chloroleucites sur la face supérieure. Le tissu chlorophyllien manque à la face inférieure.

L'épaisseur de l'écorce, réduite en haut, est fortement

accrue en bas. De ce côté, les cellulescorticales sont beaucoup plus grandes et plus nombreuses.

Les canaux sécréteurs sont très agrandis en bas. En haut, ils sont petits et aplatis.

Le cylindre central est très éloigné de la face inférieure.

Les différences de dimensions des cellules corticales se retrouvent dans le péricycle, les rayons médullaires et la moelle.

Les faisceaux ligneux situés du côté du sol, mais surtout les faisceaux *a*, sont démesurément allongés de haut en bas, en section. Cela tient aux grandes dimensions prises par les cellules qui unissent les vaisseaux. Le nombre des vaisseaux ne paraît pas accru.

Les faisceaux *b* existent partout. Ceux du bas sont les plus grands, ce qui rend le rameau hypotrophe.

Si le poids surajouté est lourd, le rameau devient pendant. On constate dans la partie basilaire incurvée un grand développement des faisceaux libéroligneux du côté inférieur et une multiplication de leurs vaisseaux. L'hypotrophie des faisceaux est alors très nette.

Les rameaux moyens de l'ombelle deviennent, quand on les surcharge, beaucoup plus nettement dorsiventraux qu'ils ne le sont à l'état normal.

4. *Renversement des conditions d'éclairement et des conditions mécaniques.* — La plante est retournée tout entière, la tige maintenue pendante à l'aide d'un poids. Les rameaux de l'ombelle s'incurvent vers le haut, en se développant. Leur face ventrale est alors tournée vers le sol et leur face dorsale vers le haut. C'est cette dernière qui reçoit les rayons solaires. Les bractées de l'involucre se redressent fortement et permettent ainsi à la lumière solaire d'arriver jusqu'aux rameaux. Quand on coupe les bractées, les phénomènes que je vais décrire sont exagérés.

Un léger plissement apparaît sur la face dorsale. Les côtes du bord de la face dorsale se redressent vers le haut.

Les cellules de l'épiderme sont plus petites sur la face dorsale. La cuticule y est plus épaisse.

Le tissu chlorophyllien se développe sur cette face qui en était normalement presque entièrement dépourvue. Les cellules légèrement palissadiques sont remplies de chloroleucites. La face ventrale, quoique peu éclairée, conserve des palissades, moins allongées qu'à l'état normal et moins riches en grains de chlorophylle ; les cellules sont agrandies.

Le collenchyme se condense en cordons étroits sur la face dorsale, cédant ainsi la place au tissu chlorophyllien. Les cellules sont devenues plus petites et les parois plus épaissies aux angles. L'inverse s'est produit sur la face opposée.

L'inégalité d'épaisseur de l'écorce est renversée. Les grandes cellules et les grands canaux sécréteurs sont du côté ventral.

Le cylindre central s'est éloigné de la face ventrale et rapproché de la face dorsale.

Les faisceaux *a* sont plus serrés dorsalement que ventralement, et les faisceaux *b*, les plus grands, se trouvent sur la face ventrale. Ces deux caractères sont inverses des caractères normaux.

Malgré la persistance de caractères héréditaires, le rameau a subi de grands changements : développement du tissu assimilateur sur la face dorsale, inversion de la différence d'épaisseur de l'écorce, inversion dans l'importance des faisceaux *b*.

5. *Renversement et exagération des conditions naturelles.* — Un poids est suspendu à l'extrémité d'un rameau retourné. Les faits observés rappellent ceux que nous avons décrits dans la Berce ; mais le renversement de structure est moins complet.

Il y a atténuation des plissements sur la face ventrale, et, au contraire, apparition de plis sur la face dorsale.

Les cellules de l'épiderme sont plus grandes et plus larges en bas. La cuticule est plus épaisse en haut.

Le tissu chlorophyllien acquiert une grande importance sur la face dorsale, sans se modifier beaucoup ventralement. Les cellules sont palissadiques partout ; mais en bas elles sont beaucoup plus grandes et les chloroleucites y sont espacés.

Les caractères du collenchyme sont complètement intervertis. Dorsalement les cellules sont petites et longues, les membranes fortement épaissies sur les angles. Ventralement, le caractère de soutien disparaît : les cellules sont grandes et courtes, les membranes minces.

L'épaisseur de l'écorce a diminué sur la face dorsale ; elle a beaucoup augmenté en bas par agrandissement et multiplication des cellules. En haut, les cellules ne sont pas aussi grandes qu'à l'état normal.

Les mêmes remarques s'appliquent aux canaux sécréteurs corticaux.

Le cylindre central s'est éloigné de la face ventrale. Les faisceaux *a* du bas ont leur section très allongée. Les faisceaux *b* sont plus grands ventralement et le rameau est hypotrophe.

Il y a donc inversion de la plupart des caractères, avec exagération du phénomène de dorsiventralité.

B. — Rameaux de l'ombellule.

Addition d'un poids supplémentaire. — Les résultats les plus importants sont obtenus par l'addition d'un poids supplémentaire léger, attaché au-dessous de la fleur à un rameau périphérique (fig. 25, Pl. XIII).

Le pédoncule s'arrondit, le diamètre vertical s'allonge.

La face dorsale est dépourvue de tissu assimilateur. Les chloroleucites envahissent par contre toute la face ventrale. La chlorophylle, au lieu de se localiser dans les assises superficielles de l'écorce, occupe l'écorce tout entière jusqu'à l'endoderme (*cl*). L'écorce inférieure est formée de cellules incolores. Il y existe deux canaux sécré-

teurs (*c. s.*), qui sont plus rapprochés l'un de l'autre qu'à l'état normal.

Le parenchyme du cylindre central est très réduit. Il n'y a que deux faisceaux libéroligneux, placés côte à côte et orientés, comme dans un pétiole foliaire, le liber en bas et le bois en haut. Ce sont les deux faisceaux latéraux qui se sont rapprochés, et dont l'orientation a changé. Les autres faisceaux ont disparu.

On peut juger de l'importance de la transformation en comparant la figure 25 de la Planche XIII à la figure 24 de la même planche. Cette dernière, bien que se rapportant à l'*Heracleum*, représenterait un pédoncule normal de *Daucus*, si la section était moins aplatie et si le canal sécréteur du haut manquait.

Archangelica officinalis.

Les expériences que j'ai faites sur l'*Archangelica officinalis* donnent des résultats concordants avec ceux que je viens d'exposer pour la Berce et pour la Carotte. Ils sont moins nets, la dorsiventralité étant moins accusée dans cette espèce et les différences des deux faces des rameaux inclinés étant moins grandes.

Erigeron canadense.

Les pédicelles inclinés ne diffèrent pas sensiblement des pédicelles dressés. On les rend dorsiventraux en leur faisant supporter un poids.

Les rameaux ont, dans leur écorce, des cordons alternants de tissu chlorophyllien et de tissu collenchymateux. Le contour est légèrement sinueux.

L'*addition d'un poids supplémentaire* détermine une déformation du rameau. Les sinuosités disparaissent sur la face tournée vers le sol. Elles s'accentuent beaucoup sur la face tournée vers le haut.

Les cellules de l'épiderme deviennent grandes et larges inférieurement.

Les cordons collenchymateux deviennent saillants en forme de côtes, et s'orientent perpendiculairement à la face supérieure, c'est-à-dire verticalement. Les cellules y sont plus petites et les membranes plus épaissies sur les angles qu'à la face inférieure, où elles sont groupées en massifs étalés en surface.

Les cordons chlorophylliens sont beaucoup plus larges sur la face supérieure ; les cellules sont plus nombreuses et les chloroleucites plus abondants. Parfois les cellules deviennent nettement palissadiques sur cette face ; ce fait s'observe surtout dans le voisinage des stomates.

Les cellules de l'écorce interne sont plus grandes et plus nombreuses du côté du sol.

Le cylindre central est rendu excentrique ; il est déplacé vers le haut. Le bois se développe davantage dans les faisceaux inférieurs. Ce résultat est particulièrement net dans la partie basilaire incurvée des rameaux qui supportent un poids lourd.

Les rameaux végétatifs soumis aux mêmes conditions expérimentales deviennent de même dorsiventraux.

Nous retrouvons dans cette plante, qui appartient à la famille des Composées, les caractères des Ombellifères.

Scrofularia luridifolia.

A. — Pédicelles de premier ordre.

1. *Addition d'un poids supplémentaire.* — Le poids est attaché par un fil, soit à l'extrémité du rameau, soit à l'un des pédicelles qu'il porte. La déformation obtenue dans les deux cas est la même. Le poids est assez léger pour que le rameau le soutienne, sans devenir pendant.

Le rameau devient horizontal. Sa face dorsale ne reçoit que de la lumière diffuse.

L'aplatissement est moindre qu'à l'état normal. Le contour inférieur s'arrondit. Les deux ailes qui bordent la face ventrale sont beaucoup moins saillantes et orientées perpendiculairement à cette face, c'est-à-dire verticalement (fig. L).

Toutes les dimensions des cellules épidermiques sont accrues sur la face dorsale, face du bas; elles sont au con-

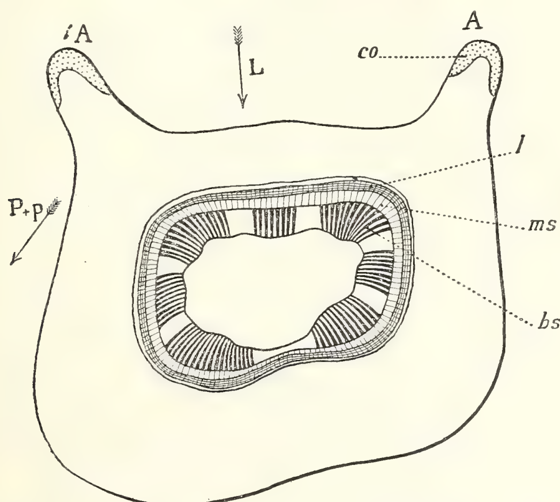


Fig. L. — *Scrofularia luridifolia :* rameau de premier ordre supportant un poids supplémentaire. — Mêmes lettres que précédemment; A, ailes ventrales.

traire moindres que dans les pédicelles normaux sur la face ventrale.

Le nombre des cellules collenchymateuses des ailes (*co*) ne paraît pas modifié. Mais un épaississement s'est produit sur les faces planes et sur les angles des membranes; la cavité cellulaire est réduite.

La chlorophylle, plus rare qu'à l'état normal sur la face dorsale, se développe abondamment sur la face ventrale et dans les ailes. La différence entre les deux faces s'est accentuée. De plus, les cellules, petites et légèrement palissadiques sous l'épiderme du haut, sont grandes et isodiamétriques en bas. Il en résulte que l'épaisseur de l'écorce, qui était presque uniforme normalement, est devenue très iné-

gale et que le cylindre central est plus rapproché de la face ventrale que de la face dorsale.

La constitution du cylindre central est peu modifiée. Cependant un phénomène, déjà signalé chez les Ombellifères, se reproduit ici sous une autre forme : les files de cellules de l'anneau ligneux sont déviées et incurvées vers le bas, dans les régions latéro-inférieures, au lieu d'être rectilignes. Il y a une sorte d'entraînement vers le bas des formations libéroligneuses, par suite de l'accroissement exagéré de toute la portion inférieure du rameau, et de l'allongement de son diamètre vertical.

La dorsiventralité est accrue par l'addition d'un poids supplémentaire.

2. *Renversement des conditions normales.* — La plante est renversée et la tige maintenue pendante à l'aide d'un poids (fig. 1, Pl. X). Les pédicelles latéraux s'incurvent vers le haut, c'est-à-dire vers la base de la tige. La plupart d'entre eux se tordent. Les fleurs sont zygomorphes et leur orientation dans l'espace est fixe. Le retournement a pour effet de modifier cette orientation. Il se produit, pendant le développement de l'inflorescence, des torsions des pédicelles et des pédoncules, de sorte que les fleurs, au moment où elles s'épanouissent, se trouvent revenues à leur orientation normale.

En choisissant des pédicelles de premier ordre non tordus, on constate les déformations suivantes.

L'orientation des ailes ventrales est modifiée. Les ailes se recourbent vers le haut, c'est-à-dire vers la face dorsale, et prennent un grand développement, comme pour exposer leur surface à la lumière. Elles se trouvent donc dans le prolongement de la face ventrale et dans un plan horizontal. Leur insertion est légèrement déplacée ; elles naissent du bord inférieur des faces latérales.

Des ailes nouvelles apparaissent sur les bords de la face dorsale qui en était dépourvue ; ces ailes sont peu saillantes. Il y a donc quatre ailes comme sur la tige dressée.

Les cellules épidermiques et les cellules corticales sont plus grandes sur la face ventrale que sur la face dorsale. La chlorophylle est surtout abondante dorsalement. Le cylindre central est légèrement rapproché de la face dorsale. Ces caractères sont inverses des caractères normaux.

3. *Renversement et exagération des conditions normales.* — La plante étant renversée comme précédemment, un poids supplémentaire est suspendu à l'extrémité d'un rameau (*r*, fig. 1, Pl. X).

Le rameau devient horizontal. La face ventrale tournée vers le sol ne reçoit que de la lumière diffuse. Le rameau est plus court et plus gros qu'à l'état normal.

La forme est modifiée (fig. M). La face ventrale est arron-

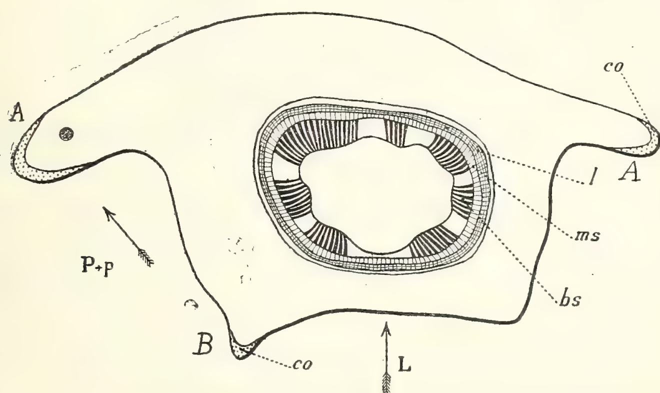


Fig. M. — *Scrofularia luridifolia :* rameau de premier ordre retourné et supportant un poids supplémentaire. — Mêmes lettres que précédemment; B, aile dorsale.

die; la face dorsale forme gouttière. L'aplatissement a diminué légèrement.

Les deux ailes ventrales se redressent vers le haut et prennent la même position que dans l'expérience précédente. Il y a indication de une ou deux ailes (B) sur les bords de la face dorsale et le collenchyme (*co*), apparaît en même temps que l'aile.

Les cellules de l'épiderme, plus petites qu'à l'état normal

et à cuticule plus épaisse sur la face dorsale, sont grandes et larges sur la face ventrale.

L'écorce est plus épaisse ventralement. Les cellules sont plus petites qu'à l'état normal du côté dorsal et beaucoup plus grandes sur la face opposée. Sur les faces latérales, il y a passage graduel entre les deux.

La chlorophylle se développe beaucoup dorsalement et les cellules de l'assise externe prennent une forme légèrement palissadique. A la face ventrale, au contraire, les chloroleucites sont espacés dans les cellules. Le caractère palissadique de l'assise superficielle a presque entièrement disparu : ces cellules, comme toutes celles de la face ventrale, sont agrandies.

Le cylindre central est nettement déplacé vers la face dorsale, c'est-à-dire vers le haut. Nous retrouvons ici encore la déviation vers le bas des files de cellules ligneuses.

4. *Retournement du rameau de 90° autour de son axe.* — En maintenant horizontale une tige de Scrofulaire, on obtient des pédicelles dont une face latérale est tournée vers le haut et l'autre face latérale vers le bas.

Il se développe trois ailes. Sur les bords de la face latérale du haut se trouvent deux ailes redressées (fig. N). Le bord inférieur de la face ventrale porte la troisième déviée de sa position normale et relevée vers le haut.

La face latérale du bas est élargie et bombée.

L'épiderme a des cellules plus grandes sur la face latérale du bas que sur la face latérale du haut.

De même, l'écorce a des cellules plus grandes en bas qu'en haut. La chlorophylle se développe abondamment en haut. Je n'ai pas observé la formation de palissades sur la face latérale éclairée. Quant aux palissades qui se développent héréditairement sur la face ventrale, elles sont inégalement déformées le long de cette face qui est actuellement verticale : en haut, leur forme n'est pas sensiblement modifiée, mais vers le bas les dimensions de ces cellules vont

en croissant et leur caractère palissadique se perd progressivement.

Le cylindre central est déplacé vers la face latérale du haut. Il devient souvent hypotrophe comme le représente la figure N. Normalement, ce rameau porte sur ses faces latérales deux branches opposées et égales. Dans les rameaux expérimentés, l'une de ces branches se trouve en haut et

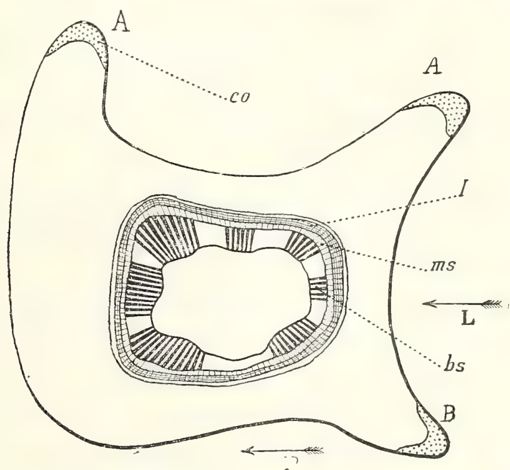


Fig. N. — *Scrofularia luridifolia :* rameau de premier ordre tournant une de ses faces latérales vers le haut. — Mêmes lettres que précédemment ; B, aile dorsale.

l'autre en bas ; cette dernière devient habituellement plus grande que l'autre, par un phénomène d'exotrophie. L'hypotrophie du bois est certainement en relation avec l'exotrophie de la branche.

B. — Pédoncules.

1. *Retournement du pédoncule de 90° autour de son axe.* — Nous avons vu que les fleurs prennent dans l'espace une orientation toujours la même. Dans les expériences précédentes, les pédoncules de ces fleurs sont tordus ou bien ils ont leur orientation normale.

Cependant, exceptionnellement on trouve des pédoncules rectilignes, non tordus et dont le plan médian fait un angle de 90° avec le plan vertical. Un des pédoncules ainsi orientés m'a permis d'observer les altérations de structure suivantes.

La face latérale tournée vers le haut a des cellules épidermiques petites, une cuticule épaisse. Les cellules corticales sont plus grandes sur la face latérale du bas ; la chlorophylle y est moins abondante qu'en haut. Le cylindre central, non déformé, est rapproché de la face du haut.

2. *Pédoncule supportant un poids supplémentaire.* — L'addition d'un poids très léger accentue la dorsiventralité. Le diamètre vertical s'allonge.

Les cellules épidermiques et les cellules corticales deviennent grandes en bas. La chlorophylle est plus inégalement répartie qu'à l'état normal.

Le cylindre central est déformé, comme le contour extérieur du rameau. Mais on y retrouve les deux arcs libéroligneux sans changement.

Les résultats obtenus avec la Scrofulaire sont surtout nets en ce qui concerne la pesanteur, qui détermine l'inégale épaisseur de l'écorce et l'excentricité du cylindre central. La formation, l'orientation et l'importance des ailes sont influencées à la fois par la lumière, par la pesanteur et par l'hérédité.

Ruta graveolens.

A. — Pédicelles de premier ordre.

1. *Addition d'un poids supplémentaire.* — Le diamètre vertical s'allonge.

Les cellules de l'épiderme et de l'écorce deviennent du côté du sol beaucoup plus grandes qu'à l'état normal. En haut, elles sont un peu plus petites que dans les rameaux naturels.

Les conditions d'éclairement étant peu modifiées, les

cellules sont fortement palissadiques sur la face ventrale et isodiamétriques sur la face dorsale. Mais, par suite de l'accroissement de dimensions des cellules chlorophylliennes du bas, l'inégalité d'épaisseur de la zone verte est atténuée.

Le cylindre central est beaucoup plus éloigné de la face dorsale que dans les pédicelles normaux.

L'anneau libéroligneux est plus épais en bas qu'en haut. Les inflorescences normales se redressent souvent beaucoup vers le haut ; les pédicelles de premier ordre ne sont pas hypotrophes dans ce cas. Quand on les surcharge, le bois est constamment hypotrophe. La pesanteur favorise donc l'hypotrophie.

2. *Modification de la direction d'éclairement.* — Quand la lumière solaire éclaire directement une des faces latérales du rameau, cette face devient une face de lumière.

Les palissades sont plus caractérisées de ce côté que partout ailleurs et les chloroleucites sont nombreux et serrés dans les cellules. La zone chlorophyllienne est plus épaisse de ce côté. Du côté de l'ombre, les cellules sont beaucoup moins allongées et moins riches en grains de chlorophylle. Les autres caractères du rameau sont peu modifiés.

3. *Renversement des conditions.* — Une tige est incurvée vers le sol au moyen d'un poids. Les pédicelles de premier ordre, en se développant, tournent leur face ventrale vers le sol et leur face dorsale vers le haut.

L'épiderme de la face dorsale a alors des cellules petites et hautes et une cuticule épaisse. Sur la face ventrale, les cellules sont grandes et larges.

Des palissades très nettes se développent sur la face dorsale éclairée directement ; les chloroleucites deviennent nombreux. Le caractère palissadique s'atténue sur la face ventrale.

Les cellules corticales deviennent grandes du côté inférieur et le cylindre central se rapproche de la face dorsale, c'est-à-dire du haut.

L'anneau ligneux se modifie peu.

4. *Renversement et exagération des conditions.* — Quand on suspend un poids au rameau retourné, l'épiderme, le tissu chlorophyllien et l'écorce se modifient comme dans le cas précédent, mais la différence de dimensions des cellules sur les deux faces est exagérée. Les cellules du haut sont plus petites qu'à l'état normal. En bas, elles sont beaucoup plus grandes. Les cellules de l'écorce sont plus nombreuses du côté du sol.

Le cylindre central est fortement déplacé vers la face dorsale.

L'anneau libéroligneux est plus épais sur la face ventrale, c'est-à-dire du côté du sol, disposition inverse de l'organisation normale.

B. — Pédoncules.

1. *Changement d'orientation.* — En maintenant inclinée une tige, on fait se développer horizontalement des pédoncules qui auraient été verticaux. Ces pédoncules deviennent dorsiventraux.

Le côté du haut diffère du côté du bas par son épiderme à cellules petites, hautes, à cuticule épaisse, par la présence d'une assise de palissades et par les dimensions plus faibles de ses cellules corticales parenchymateuses.

Le cylindre central est déplacé vers le haut.

2. *Addition d'un poids supplémentaire.* — Les phénomènes précédents sont fortement exagérés. Du côté du sol, toutes les cellules épidermiques et corticales deviennent très grandes et nombreuses.

L'anneau libéroligneux est plus épais inférieurement : les files de cellules ligneuses sont formées de dix-huit cellules lignifiées en bas et de dix seulement en haut. Le liber est lui-même plus épais en bas.

Dans le *Ruta graveolens*, la radiation solaire fait donc naître une face de lumière sur une face quelconque des pédi-

celles du côté éclairé, et une face d'ombre du côté opposé. La pesanteur exagère les différences de dimensions des cellules des faces du haut et du bas et favorise l'hypotrophie du bois.

Faba vulgaris.

Les inflorescences, nées sur deux rangs opposés, s'inclinent toutes du même côté. L'axe de la grappe simple est tordu à sa base et très incliné. Il est très aplati, et les pédoncules floraux, au lieu de naître sur les bords de la lame, sont rejetés vers le bas.

En dehors de ces deux caractères, la structure n'est pas nettement dorsiventrale.

Quand on fait supporter un poids léger à l'axe de l'inflorescence, les cellules épidermiqnes et les cellules corticales deviennent, du côté du sol, plus grandes qu'à l'état normal. La répartition de la chlorophylle ne présente rien de particulier, le pédicelle étant très pauvre en chloroleucites. Le cylindre central est plus rapproché du haut que du bas.

Dans une plante renversée la tige en bas, les axes des grappes se recourbent fortement vers le haut et se tordent de façon à ramener les fleurs à leur orientation normale dans l'espace. Si on les empêche de se redresser et de se tordre, en leur faisant supporter un poids, on constate l'agrandissement des cellules de l'épiderme et de l'écorce du côté du sol et le déplacement du cylindre central vers la face dorsale, tournée vers le haut.

Ampelopsis hederacea.

Les rameaux de la grappe composée ne présentent pas de dorsiventralité sensible. La chlorophylle y est peu abondante.

On fait apparaître la dorsiventralité en suspendant un poids à l'extrémité du rameau ou à l'une de ses branches. Il y a agrandissement des cellules de l'épiderme et de

l'écorce du côté du sol et déplacement du cylindre central vers le haut. Les faisceaux libéroligneux sont trop irrégulièrement développés pour qu'on puisse tirer une conclusion de leur répartition.

Pelargonium hederæfolium.

En suspendant un poids très léger à un pédoncule floral, on fait apparaître une inégalité d'épaisseur de l'écorce. Les cellules de l'épiderme et de l'écorce sont plus grandes en bas et le cylindre central est déplacé vers le haut.

La tige horizontale, qui porte l'inflorescence et qui n'est pas dorsiventrale à l'état normal, présente des modifications de même nature, quand elle est surchargée.

ASSIMILATION DU CARBONE PAR LES RAMEAUX DORSIVENTRAUX.

L'anatomie comparée et l'anatomie expérimentale s'accordent à montrer que la face la plus éclairée est mieux différenciée en vue de l'assimilation, et plus riche en chlorophylle que les autres faces.

L'assimilation du carbone, phénomène photo-chlorophyllien, doit donc être plus grande sur cette face. C'est ce que j'ai vérifié en mesurant la quantité de gaz carbonique absorbé, pendant un même laps de temps, par la face de lumière et par la face d'ombre.

Je prends deux lots de pédicelles aussi comparables que possible. Les pédicelles de chaque lot sont fixés parallèlement sur un morceau de liège enduit de vernis Golaz et orientés de la même façon. Ils sont introduits dans des éprouvettes plates.

Il faut empêcher l'assimilation de l'une des faces des rameaux et mettre cette face à l'abri de la lumière. Pour cela, on peut introduire, dans les éprouvettes, une feuille de papier noir et l'appliquer contre une des parois planes, de façon à empêcher la réflexion de la lumière par cette paroi.

On peut aussi attacher, avec du fil. du papier noir sur chacun des pédicelles, et maintenir ainsi à l'obscurité une face de ces pédicelles.

Voici la marche de l'expérience. Une éprouvette contient des rameaux tournant leur face ventrale à la lumière. Dans une deuxième éprouvette est placé le deuxième lot de rameaux, mais ceux-ci ont leur face dorsale du côté éclairé. Les deux lots sont exposés à la lumière simultanément et pendant le même temps. Le gaz initial introduit dans les éprouvettes, et dont on a eu soin de recueillir une certaine quantité, et le gaz final sont analysés et comparés.

Une deuxième expérience est faite avec les mêmes pédicelles, mais après les avoir retournés et avec un nouvel air initial. La face qui était à la lumière se trouve maintenant à l'obscurité, et *vice versa*. On recueille à la fin de l'expérience les nouveaux gaz.

Les deux premiers résultats permettent de comparer l'assimilation de la face ventrale d'un lot A de rameaux à l'assimilation de la face dorsale d'un lot B. La deuxième expérience fournit des résultats comparatifs entre l'assimilation de la face dorsale du lot A et celle de la face ventrale du lot B.

Bien que ces méthodes soient entachées de causes d'erreur et que les résultats obtenus soient la somme de l'assimilation et de la respiration, ces expériences permettent de s'assurer qu'une face assimile plus que l'autre.

Les expériences ont été effectuées soit au soleil, soit à la lumière diffuse, à une température inférieure à 25° C. Les analyses de gaz ont été faites au moyen de l'appareil de MM. Bonnier et Mangin.

L'air initial renfermait de 7 à 10 p. 100 d'acide carbonique. Voici, comme exemple, la composition du gaz initial dans l'une des expériences :

CO^2 = ...	8,24
O = ...	18,16
Az = ...	73,60
	100,00

J'ai comparé l'assimilation des deux faces par unité de surface.

Pour les rameaux dorsiventraux de l'ombelle dans l'*Heracleum Sphondylium*, le volume de gaz carbonique absorbé par la face dorsale étant 1, le volume absorbé par la face ventrale, pendant le même temps, varie de 1,5 à 1,75. Pour le *Daucus Carota*, le rapport des volumes de gaz carbonique absorbés par les deux faces est supérieur à 2. Dans le *Sambucus Ebulus*, les gros rameaux inclinés donnent un rapport égal à 2,5 et même à 3. Les rameaux de premier ordre du *Scrofularia luridifolia* donnent un résultat plus faible : 1,25 ; dans cette plante, quand on expose à la lumière la face inférieure, les ailes ventrales contribuent à l'assimilation, ce qui diminue le rapport.

La face supérieure des pédicelles assimile donc davantage par unité de surface que la face inférieure, quand on les place dans les mêmes conditions d'éclairement.

Le rapport des volumes de gaz carbonique dégagé, pendant le même temps et par unité de surface, par la face ventrale développée à la lumière des rameaux normaux et par la face ventrale développée à l'ombre des rameaux retournés, est égal à 1,30 pour l'*Heracleum*, 1,30 pour le *Daucus* et 1,35 pour le *Scrofularia*.

Pour les faces dorsales, c'est au contraire le rameau retourné dont la face dorsale s'est développée à la lumière qui l'emporte sur le rameau normal. Le rapport est égal à 1,75 dans l'*Heracleum*, 2 dans le *Daucus*, 1,30 dans le *Scrofularia*.

Le retournement des rameaux a donc pour effet d'augmenter la fonction d'assimilation sur la face qui s'est développée à la lumière et de la diminuer sur la face développée à l'ombre.

Ainsi se trouvent confirmés les résultats anatomiques.

En résumé, la lumière et la pesanteur modifient la forme

et la structure des rameaux. Leur action atteint non seulement les régions superficielles, mais aussi le cylindre central.

Il est possible, en faisant varier l'action de ces deux facteurs, d'atténuer ou d'accentuer la dorsiventralité, d'en modifier les caractères et de la faire apparaître dans des rameaux normalement radiaires.

IV. — CONCLUSIONS

Les tiges des végétaux ont une *symétrie radiaire*, caractérisée par l'existence de plusieurs plans de symétrie, rayonnant autour de l'axe. On les dit aussi *multilatérales*.

Dans les inflorescences, cette symétrie est souvent troublée. Les rameaux ne possèdent alors qu'un seul plan de symétrie : la *symétrie* est *bilatérale*. Deux faces sont prédominantes perpendiculairement à la direction de ce plan, et ces deux faces sont dissemblables. Le rameau est *dorsiventral*.

I. — Observations.

Rapports de la dorsiventralité avec la position des rameaux. — Le phénomène de la dorsiventralité se manifeste dans les rameaux d'inflorescence dont l'orientation est oblique sur l'horizon.

Les pédoncules des fleurs solitaires latérales (*Viola*), les pédicelles de divers ordres des inflorescences inclinées (*Scrofularia*), ont souvent une organisation dorsiventrale.

Dans les inflorescences dressées, il existe à la fois des rameaux verticaux et des rameaux inclinés. Les premiers ont une structure radiaire, les autres sont souvent dorsiventraux. Les rameaux de ces inflorescences sont donc *polymorphes*, quoiqu'ils aient la même nature morphologique et le même rôle physiologique (beaucoup d'Ombellifères, *Sambucus Ebulus*, *Viburnum Opulus*, *Ruta graveolens*). Ce polymorphisme se manifeste souvent entre des rameaux de même âge.

L'organisation est, dans une inflorescence, d'autant plus nettement dorsiventrale que le rameau est plus incliné.

Le phénomène se manifeste dans tous les types d'inflorescence : pédoncules solitaires (*Viola*), grappes (*Iberis amara*, *Chenopodium fœtidum*), ombelles (*Daucus Carota*, *Heracleum Sphondylium*), corymbes (*Sambucus Ebulus*, *Sedum spectabile*), cymes (*Scrofularia luridifolia*, *Ruta graveolens*).

Il existe dans les rameaux dorsiventraux deux faces de structure différente, que nous pouvons appeler face supérieure et face inférieure. La face anatomiquement supérieure ne coïncide pas nécessairement avec la face morphologiquement ventrale du rameau. C'est la face tournée vers le haut, quelle que soit son orientation par rapport à la tige mère, qui acquiert les caractères d'une face supérieure (*Sambucus Ebulus*). Ailleurs, le rameau se tord de façon à diriger vers le haut sa face ventrale ; dans ce cas, c'est constamment cette dernière qui est organisée de façon à constituer une face supérieure (*Scrofularia luridifolia*).

Le plan de symétrie est indépendant du plan médian du rameau considéré. Il est le plus souvent vertical. Cependant la structure de la tige mère exerce parfois une influence. Dans le *Ruta graveolens*, les branches latérales nées sur les rameaux dorsiventraux sont hétérotrophes comme eux, mais avec une déviation du plan de symétrie. Ce dernier coïncide avec le plan bissecteur du plan médian du rameau et du plan vertical.

Bien que les plantes étudiées appartiennent aux familles les plus diverses, les principales manifestations du phénomène de la dorsiventralité sont constantes.

Caractères extérieurs des rameaux dorsiventraux. — Les rameaux dorsiventraux sont généralement aplatis. La section transversale est ovale (*Viburnum Opulus*, *Spiræa Filipendula*) ou rectangulaire (*Scrofularia aquatica*, *Viola odorata*), alors que la section des tiges dressées est circulaire ou carrée.

L'aplatissement est souvent accompagné d'autres caractères morphologiques.

C'est ainsi que, dans le *Scrofularia luridifolia*, dont la tige carrée est pourvue de quatre ailes saillantes et disposées

radialement, il ne se développe, sur les pédicelles de premier ordre, que deux ailes, celles des bords de la face supérieure; les deux angles inférieurs du rameau en sont dépourvus. Dans le *Viola tricolor*, les quatre ailes existent sur les pédoncules; mais leur orientation n'est pas radiale. Les deux ailes supérieures sont dressées; les deux ailes inférieures, plus petites, sont disposées dans le prolongement de la face dorsale.

Ailleurs, la face supérieure du rameau aplati est plissée longitudinalement, c'est-à-dire marquée de côtes et de sillons, alors que la face inférieure est lisse et bombée. Les côtes forment des saillies perpendiculaires à la face supérieure, et par suite verticales. Cette organisation est fréquente (*Heracleum* et autres Ombellifères, *Sambucus Ebulus*, *S. nigra*, *Chenopodium fœtidum*, beaucoup de Composées).

Les deux faces des rameaux dorsiventraux diffèrent aussi par la couleur. La face supérieure est plus verte. Dans les plantes à plissements, les sillons sont fortement colorés en vert; sur la face inférieure lisse, on ne trouve généralement que des traînées étroites et discontinues, d'un vert pâle.

La ramification des rameaux inclinés est inégale. Il se produit un phénomène d'exotrophie. Chez les Ombellifères, les rayons de l'ombelle portent chacun une ombellule. Les ombellules terminant les rayons orientés verticalement sont régulières : les pédoncules périphériques sont plus longs que les pédoncules centraux; les pédoncules moyens ont des dimensions intermédiaires. Les ombellules qui terminent les rayons inclinés se développent au contraire irrégulièrement : les pédoncules situés du côté extérieur sont plus longs et plus inclinés que ceux du côté de l'axe de l'ombelle. Ces ombellules n'ont qu'un plan de symétrie. L'irrégularité est surtout accusée dans les ombellules qui se trouvent en bordure de l'inflorescence totale; on sait que les fleurs extérieures de l'ombelle de l'*Heracleum* sont zygomorphes et plus grandes que les autres.

La disposition régulière des corymbes, dont les fleurs

s'épanouissent sur une même surface plane ou courbe, se rattache au même phénomène. Les rameaux nés sur la face inférieure des pédicelles inclinés sont plus longs, plus vigoureux et plus ramifiés que les rameaux nés sur leur face supérieure. Ces derniers avortent souvent. Dans le Yèble, par exemple, les fleurs du centre naissent sur des rameaux de cinquième ordre, alors que celles de la périphérie sont de douzième ordre (en comptant les ramifications à partir de l'origine de l'inflorescence).

En outre, les rameaux nés sur les faces latérales des pédicelles inclinés sont en quelque sorte déplacés vers le bas. C'est ainsi que, dans le Yèble, tandis que les rameaux sont opposés par deux sur les pédicelles dressés, sur les pédicelles obliques les deux rameaux ont leurs insertions voisines l'une de l'autre et rejetées vers le bas. Les pédicelles obliques semblent donc se trifurquer en deux branches inférieures grosses et rameuses et une supérieure plus grêle, qui n'est autre que la continuation du pédicelle déviée vers le haut.

Ici encore l'ensemble du pédicelle et de ses branches n'a qu'un plan de symétrie.

Les organes foliaires portés par les pédicelles dorsiventraux ne sont pas toujours également développés. Il y a anisophyllie. Dans les ombellules périphériques de la Carotte, les bractées de l'involucelle sont courtes et entières du côté de l'axe de l'inflorescence, longues et découpées du côté extérieur.

Caractères anatomiques des rameaux dorsiventraux. — La dorsiventralité se manifeste dans la structure par la différence d'organisation des deux faces principales du rameau et souvent aussi par la constitution bilatérale du cylindre central.

Elle peut être profondément marquée dans la structure, sans être indiquée par aucun signe extérieur (*Sedum spectabile*, *Ruta graveolens*).

La face supérieure se distingue parfois par la présence

de poils (*Iberis amara*, *Fagopyrum esculentum*, *Heracleum Sphondylium*). Les cellules épidermiques sont habituellement petites et hautes sur cette face; la cuticule y est épaisse. Sur la face inférieure, les cellules de l'épiderme sont plus grandes et plus larges.

L'écorce est plus épaisse du côté du sol. Les cellules du parenchyme cortical sont plus grandes (cas général) et souvent aussi plus nombreuses (*Sambucus Ebulus*, *Heracleum*).

Le tissu assimilateur est mieux caractérisé sur la face supérieure. Les chloroleucites sont abondants, les cellules chlorophylliennes nombreuses et souvent palissadiques (*Ruta graveolens*, *Daucus Carota*, *Heracleum Sphondylium*). La face opposée est pauvre en chlorophylle et peut en être presque complètement dépourvue (*Sambucus Ebulus*, moitié basilaire des pédicelles du *Daucus*); les cellules y sont isodiamétriques.

Quand la chlorophylle se localise dans la zone externe de l'écorce en couche continue, cette zone est plus épaisse sur la face supérieure, les assises étant là plus nombreuses et les cellules plus allongées perpendiculairement à la surface (*Ruta*).

Quand la couche chlorophyllienne n'est pas continue, le tissu assimilateur est disposé en rubans longitudinaux, dont la largeur et l'épaisseur, la richesse en chlorophylle, sont plus grandes sur la face supérieure (Ombellifères, *Chenopodium fœtidum*, *Lathyrus Aphaca*).

Cette inégalité de répartition du tissu chlorophyllien et de la chlorophylle n'existe pas quand les fleurs sont serrées au point d'empêcher la lumière solaire directe d'arriver jusqu'aux rameaux (*Achillæa filipendulina*, *Sedum spectabile*).

Le collenchyme cortical est plus différencié du côté du haut. Les membranes y sont plus épaissies sur les angles, les cavités cellulaires plus étroites et plus allongées longitudinalement (Ombellifères). Dans les espèces dont la face supérieure est plissée, le collenchyme occupe l'intérieur des

côtes et forme des cordons de soutien, séparés par les larges cordons chlorophylliens qui tapissent les sillons. Sur la face inférieure lisse, le collenchyme, moins abondant, s'étale en surface, aux dépens de la profondeur, et empiète sur les cordons chlorophylliens qui sont par suite étroits et discontinus (Ombellifères, Composées, etc.), ou qui manquent, la face inférieure étant alors envahie par une couche continue de collenchyme (*Sambucus Ebulus*, *S. nigra*).

Les canaux sécréteurs corticaux sont petits et entourés de quelques cellules seulement en haut; ils sont grands et à nombreuses cellules de bordure en bas (Ombellifères). Ils manquent parfois en haut (pédoncules de *Daucus*).

Le cylindre central est plus rapproché de la face supérieure, fait qui est en relation avec l'inégale épaisseur de l'écorce.

La grandeur et la disposition des arcs scléreux péricycliques sont habituellement liées à la grandeur et à la position des faisceaux libéroligneux en face desquels ils se trouvent (*Spiræa Filipendula*, Ombellifères).

Fréquemment le liber et surtout le bois sont plus développés du côté inférieur. Lorsque l'anneau libéroligneux est continu, son épaisseur est plus grande en bas (*Sedum spectabile*, *Ruta graveolens*). Lorsque les faisceaux sont distincts, ceux du bas sont plus grands (*Spiræa Filipendula*, *Sambucus Ebulus*).

Une autre disposition très répandue est la présence de deux arcs libéroligneux latéraux, isolés ou réunis inférieurement (*Viburnum Opulus*, *Viola odorata*, *Coronilla glauca*). La formation de ces arcs résulte, au moins dans certains cas, de l'aplatissement du rameau. Les quatre faisceaux, également espacés dans la tige carrée des *Viola*, sont, dans les pédoncules, par suite de la forme rectangulaire de ceux-ci, rapprochés deux à deux sur les côtés (*V. tricolor*). Ils se touchent et forment deux arcs latéraux dans le *V. odorata*.

La disposition en deux arcs latéraux peut se présenter sous une autre forme. Les pédoncules de l'*Iberis amara*, des

Ombellifères, etc., ont des faisceaux inégaux. Les faisceaux voisins du plan de symétrie sont petits; ceux du bas peuvent même disparaître. Les deux faisceaux latéraux sont prédominants; ils sont en outre déviés vers le bas. Leur orientation n'est pas radiale; leurs bords libériens sont rapprochés l'un de l'autre du côté inférieur.

Enfin, la disposition des faisceaux est souvent telle qu'il n'existe qu'un seul plan de symétrie, sans qu'il y ait plus de vaisseaux d'un côté que de l'autre (*Scrofularia luridifolia*, etc.). Dans l'*Heracleum Sphondylium* et d'autres plantes de la même famille, les faisceaux, situés en face du collenchyme cortical, sont plus grands en haut qu'en bas. Les faisceaux intermédiaires, situés en face des cordons chlorophylliens, sont au contraire plus grands en bas qu'en haut; ils peuvent même manquer en haut.

Le périderme, lorsqu'il est épidermique ou sous-épidermique, est plus précoce et plus développé sur la face supérieure (*Aria latifolia, Viburnum Opulus*).

II. — Expériences.

Le phénomène de la dorsiventralité paraissant lié à l'orientation des rameaux dans l'espace, j'ai cherché à établir l'influence de la pesanteur et de la lumière sur cette organisation.

Action de la pesanteur. — Les pédicelles inclinés supportent le poids de leurs rameaux et le poids de leurs fleurs ou de leurs fruits. De là résultent des différences de conditions mécaniques entre les deux faces du haut et du bas. On constate, en modifiant l'orientation dans l'espace des diverses faces du rameau, que la pesanteur détermine la formation d'une face du haut et d'une face du bas.

On obtient des résultats particulièrement nets en suspendant soit à l'extrémité du rameau, soit à l'une de ses branches, un léger poids supplémentaire, ce qui revient à exagérer les différences de conditions mécaniques des deux faces.

Le diamètre vertical du rameau s'allonge.

La face, expérimentalement tournée vers le sol, acquiert des cellules grandes et nombreuses. En haut, au contraire, les cellules n'atteignent pas les dimensions qu'elles auraient eues à l'état normal. Le phénomène porte sur l'épiderme et sur l'écorce (toutes les espèces expérimentées) et parfois aussi sur le cylindre central (*Daucus*, *Heracleum*). Les cellules sont donc plus grandes et plus nombreuses sur la face du bas.

Les cellules chlorophylliennes de la face du bas subissent elles-mêmes cet accroissement de volume.

Les canaux sécréteurs corticaux ont, du côté du sol, une large cavité et de nombreuses cellules de bordure (Ombellifères).

Le collenchyme accentue, sur la face du haut, ses caractères de tissu de soutien : épaississement des membranes sur les angles des cellules, étroitesse de la cavité cellulaire. Sur la face du bas, ce tissu perd son caractère : les cellules deviennent grandes et les membranes minces (*Heracleum*, *Daucus*, *Archangelica*, *Erigeron*).

Le cylindre central se déplace vers le haut. Son diamètre vertical s'allonge.

La section des faisceaux libéro ligneux situés du côté inférieur est allongée de haut en bas, les vaisseaux étant comme dissociés par l'agrandissement des cellules qui les unissent (*Daucus*).

Lorsque le rameau possède des faisceaux latéraux prédominants, ceux-ci sont entraînés vers le bas et déviés : ils se rapprochent l'un de l'autre et orientent leur liber vers le sol et leur bois vers le haut (pédoncules d'*Heracleum*). Cette déviation est accompagnée de la disparition des autres faisceaux (pédoncules de *Daucus*).

La déviation vers le bas se fait sentir quand les formations libéroligneuses forment un anneau continu : les files de cellules, au lieu d'être rectilignes, deviennent courbes, dans les deux régions latéro-inférieures (*Scrofularia*).

Par suite de ce déplacement des faisceaux vers le bas, la pesanteur favorise l'hypotrophie du bois. Elle accentue aussi l'hypotrophie en accroissant le nombre des vaisseaux du côté du sol (*Heracleum Sphondylium, Ruta graveolens, Erigeron canadense*).

Quand le poids surajouté est lourd, ce résultat est particulièrement net dans la partie basilaire des rameaux. Mais il faut remarquer que, dans ce cas, le rameau est devenu pendant et que sa partie basilaire forme une courbe de faible rayon. Il est possible que la multiplication si grande des vaisseaux inférieurs résulte alors d'une gêne dans la vascularisation, produite par la courbure. Cependant les grands faisceaux sont du côté concave (*Daucus*, *Heracleum*, *Erigeron*).

Action de la radiation solaire. — La radiation solaire détermine la formation d'une face de lumière et d'une face d'ombre.

Elle provoque un étalement de la surface exposée aux rayons lumineux, et par suite un aplatissement du rameau perpendiculairement à la direction de ces rayons.

Sur la face éclairée, les cellules épidermiques deviennent hautes et acquièrent une cuticule épaisse. Il peut s'y développer des poils (*Heracleum*). Sur la face d'ombre, l'épiderme a, au contraire, des cellules larges et une cuticule mince.

La lumière solaire favorise le développement de la chlorophylle et du tissu assimilateur. Le caractère palissadique des cellules s'accentue sur la face éclairée, il s'atténue sur la face d'ombre (*Ruta*, *Heracleum*, *Daucus*).

L'assimilation du carbone est plus grande, par unité de surface, sur la face supérieure que sur la face inférieure des pédicelles normaux, lorsque ces deux faces se trouvent dans les mêmes conditions et notamment dans les mêmes conditions d'éclairement. Pour les rameaux modifiés expérimentalement, la face devenue face de lumière assimile davantage que la face morphologiquement correspondante des pédi-

celles normaux ; la face devenue face d'ombre assimile moins que la face morphologiquement correspondante des pédicelles naturels. Ainsi se trouvent confirmés par la physiologie les résultats anatomiques concernant la distribution inégale de la chlorophylle.

Action combinée de la radiation solaire et de la pesanteur. — La lumière et la pesanteur combinent leurs effets et modifient la forme et la structure des rameaux.

Quand les deux facteurs agissent dans le même sens, c'est-à-dire quand la face du haut est en même temps la face de lumière, et quand la face du bas coïncide avec la face d'ombre, le rameau acquiert une organisation dorsiventrale très marquée. Malgré l'influence de l'hérédité qui atténue les résultats obtenus, les modifications sont des plus nettes.

Il suffit parfois de changer la direction de développement d'un rameau pour modifier le type de sa structure (*Ruta*, *Heracleum*, *Daucus*).

Lorsqu'il existe des ailes, leur orientation change avec la position du rameau. Elles s'incurvent et leur insertion se déplace vers la lumière. La pesanteur intervient aussi : l'addition d'un poids supplémentaire, suspendu à l'extrémité du rameau, rend les ailes du haut perpendiculaires à la face supérieure ; les ailes restent alors peu saillantes. On fait apparaître des ailes sur les bords de la face dorsale, dans le *Scrofularia luridifolia*, du côté éclairé.

Dans l'*Heracleum Sphondylium*, le *Daucus Carota*, l'*Archangelica officinalis*, l'*Erigeron canadense*, la face expérimentalement éclairée et tournée vers le haut acquiert des plissements ; la face opposée atténue ou même perd les siens. Ce plissement, fait qui paraît en contradiction avec ce qui a été dit plus haut de l'étalement de la surface à la lumière, est dû au double rôle de soutien et d'assimilation que remplit cette face. Le plissement permet l'accroissement de la surface occupée par le tissu assimilateur localisé dans les sillons, et en même temps le

développement du collenchyme en cordons de soutien dans les côtes.

Quant à la structure, la face expérimentalement éclairée et tournée vers le haut se distingue de la face opposée par son épiderme à cuticule épaisse, à cellules petites et hautes, par son écorce à cellules petites, à tissu chlorophyllien et tissu collenchymateux plus différenciés et disposés de façon à mieux remplir leur rôle.

En renversant les conditions d'éclairement et les conditions mécaniques et en exagérant ces dernières par l'addition d'un poids supplémentaire suspendu au rameau retourné, on obtient un renversement de structure accompagné d'une exagération des caractères différenciels des deux faces dans l'*Heracleum Sphondylium*.

Quand les deux facteurs n'agissent pas dans le même sens, les déformations ne sont pas moins importantes. En éclairant une ombelle d'*Heracleum* ou de *Daucus* par dessous, on observe un changement de forme du rameau, qui a pour effet de permettre aux faces latérales de contribuer à l'assimilation avec la face dorsale. En même temps, le tissu chlorophyllien se développe sur les faces éclairées, tandis que les cordons collenchymateux se rétrécissent de façon à occuper une surface moins grande. Si le rameau est éclairé latéralement, la déformation est telle qu'une des bandes assimilatrices de la face ventrale s'est déplacée et disposée perpendiculairement à la direction d'incidence de la lumière. Une des côtes de la face ventrale se trouve rejetée vers le bas; son collenchyme, cessant d'appartenir à la face du haut, perd en partie son caractère de soutien. Le rameau est devenu complètement asymétrique.

Les Ombellifères, notamment l'*Heracleum Sphondylium*, m'ont permis de mettre en évidence l'influence de la lumière et de la pesanteur sur la disposition des faisceaux libéroligneux.

La forme du cylindre central est la reproduction atténuée de la forme extérieure du rameau, et elle se modifie

comme cette dernière sous l'influence des agents extérieurs. Nous avons distingué deux sortes de faisceaux : les uns (faisceaux *a*) se trouvent placés en face des cordons collenchymateux, les autres (faisceaux *b*) apparaissent dans l'intervalle des premiers, c'est-à-dire en face des cordons chlorophylliens.

On constate expérimentalement que les faisceaux *a* deviennent plus grands du côté des plissements de la surface que dans les autres régions. Ils déterminent des saillies du cylindre central qui pénètrent dans les côtes. C'est seulement dans le cas où le rameau supporte un poids supplémentaire que la disposition inverse se produit : les faisceaux *a* les plus développés sont alors du côté du sol où l'écorce est devenue très épaisse, c'est-à-dire du côté où la surface est lisse.

L'écartement des faisceaux *a* dépend de la forme du rameau. Ils sont rapprochés du côté où la surface est plissée, écartés du côté où la surface est lisse. Leur position peut être prévue d'après la position des cordons collenchymateux. Là où le collenchyme est condensé en massifs étroits et rapprochés, les faisceaux *a* sont serrés; là où le collenchyme s'étale en surface, ils sont éloignés l'un de l'autre.

Les faisceaux *b* se développent dans l'intervalle des faisceaux *a*. Leur présence ou leur absence, leur développement plus ou moins grand, dépendent de la largeur de l'intervalle. On peut donc, en modifiant la forme du rameau par l'action de la lumière et de la pesanteur, faire apparaître ou disparaître les faisceaux *b* dans une région déterminée. Remarquons toutefois que la place de ces faisceaux est fixée par la structure du rameau, et que nous avons seulement la faculté de rendre possible ou non leur formation.

La lumière et la pesanteur ont donc une influence profonde sur le cylindre central.

III. — Comparaison des résultats.

Il résulte des faits exposés que les modifications de forme et de structure obtenues expérimentalement par l'action de la lumière et de la pesanteur sont de même nature et de même grandeur que les différences constatées soit entre les rameaux inclinés et les rameaux dressés d'une même plante, soit entre les deux faces d'un rameau dorsiventral.

Ces différences, sur lesquelles on aurait pu croire que l'hérédité avait une influence prépondérante, sont obtenues, modifiées ou même renversées par l'action des agents extérieurs.

Les faits en apparence contradictoires révélés par l'anatomie comparée ne paraissent être que des manifestations différentes d'un même phénomène. C'est ainsi que l'étalement de la surface éclairée dans certains cas et le plissement de cette surface dans d'autres exemples, la disposition inverse des deux groupes de faisceaux des Ombellifères semblent devoir être rattachés à la même influence combinée de la lumière et de la pesanteur.

Habituellement, dans la nature, la face de lumière se confond avec la face du haut, la face d'ombre avec la face du bas; de là sans doute la netteté du phénomène d'hétérotrophie.

La face supérieure est caractérisée par l'épiderme à cellules petites, hautes et à cuticule épaisse, par l'écorce, dont les cellules sont petites, dont le tissu assimilateur et le tissu collenchymateux sont très différenciés. La face inférieure a des caractères inverses; les cellules y sont souvent plus nombreuses.

J'ai établi que l'influence combinée de la lumière et de la pesanteur était capable de produire des différences analogues entre les deux faces d'un rameau mis en expérience.

En ce qui concerne le cylindre central, les dispositions les plus fréquentes sont l'hypotrophie et le développement

prépondérant des formations libéroligneuses dans les régions latérales ou latéro-inférieures des rameaux. La pesanteur et la lumière produisent des déformations semblables.

Souvent aussi la disposition des faisceaux est bilatérale, sans qu'il y ait nécessairement inégalité dans le développement du bois et du liber. Or, la forme du cylindre central et la disposition des faisceaux sont modifiées par les agents extérieurs.

Il semble donc y avoir une relation étroite entre les phénomènes de dorsiventralité et l'influence de la lumière et de la pesanteur.

Remarques. — 1. Une objection se présente. Pourquoi les rameaux verticaux ne sont-ils pas dorsiventraux? Dans notre région, le soleil ne passe pas au zénith. La face des rameaux tournée vers le midi est plus éclairée que la face tournée vers le nord.

Je ferai observer que certains rameaux verticaux sont plus différenciés en vue de l'assimilation du côté sud (Rue, Genêts). Il faut noter aussi que si les conditions lumineuses des faces nord et sud sont différentes, les conditions mécaniques sont semblables. Or, la pesanteur joue un grand rôle dans les phénomènes de dorsiventralité.

Une remarque enlève à l'objection toute sa valeur. Les inflorescences sont orientées de façon à recevoir normalement les rayons lumineux. Certaines d'entre elles suivent le mouvement du soleil. D'autres se développent dans des conditions telles que leur axe général a la direction la plus favorable à l'éclairement de l'ensemble. Les rameaux dont la structure est radiaire sont donc également éclairés sur toutes leurs faces. Leur orientation, il est vrai, n'est pas rigoureusement verticale. Mais la pesanteur ne peut avoir une action sensible sur des rameaux aussi peu inclinés, la composante verticale du poids porté par les pédicelles étant d'autant plus faible que l'inclinaison est moindre.

2. La dorsiventralité existe dans les tiges végétatives. De nombreux exemples d'inégal développement des anneaux ligneux annuels sont signalés par les auteurs dont j'ai analysé les travaux dans la partie historique de ce mémoire. Si les exemples sont rares pour l'écorce, cela tient sans doute à la faible épaisseur et au rôle peu important de cette région dans les tiges.

L'écorce est pauvre en chlorophylle et le tissu assimilateur ne peut avoir de différences de structure sensibles sur les deux faces des rameaux inclinés. A l'appui de cette remarque, signalons l'existence de palissades sur la face supérieure des tiges dont les feuilles sont petites (Genêts). D'autre part, l'inégalité de dimensions des cellules doit être peu marquée dans cette région peu épaisse. Une hétérotrophie de l'écorce a été constatée cependant par M. Wiesner dans quelques tiges. L'écorce est d'ailleurs le plus souvent exfoliée, et Douliot a établi la précocité et le grand développement du périderme sur la face éclairée.

J'ai pu rendre dorsiventraux des rameaux végétatifs par l'addition d'un poids supplémentaire (*Erigeron canadense*, *Pelargonium hederæfolium*).

Il n'y a donc, à ce point de vue, aucune différence essentielle entre les tiges végétatives et les tiges d'inflorescence.

3. La symétrie des pédicelles dorsiventraux est bilatérale, comme celle des feuilles. Dans plusieurs cas, on pourrait confondre ces pédicelles avec des pétioles foliaires. L'anatomie comparée et l'expérimentation montrent que la dorsiventralité n'est ici qu'une déformation de l'organisation radiaire. D'autre part, les pétioles foliaires et les pédicelles dorsiventraux ont, sur la même plante, une structure différente. Les pédicelles dorsiventraux sont des tiges déformées.

RÉSUMÉ.

La loi générale de la structure énoncée par M. Van Tieghem, que je rappelais au début de ce travail, se trouve

confirmée par les faits que nous venons de passer en revue. L'organisation des rameaux dorsiventraux doit être rattachée à la structure normale, radiaire, des tiges.

Ces phénomènes apparaissent comme un cas particulier d'adaptation au milieu. Les idées émises par Lamarck sur la réaction du végétal à l'influence des agents extérieurs semblent trouver ici une application nouvelle. Les choses se passent comme si les rameaux inclinés, soumis à d'autres conditions que les rameaux verticaux, se pliaient aux exigences du milieu et prenaient une structure particulière, dérivant de l'organisation primitive.

En somme :

1. L'organisation dorsiventrale existe dans un grand nombre de rameaux d'inflorescence orientés obliquement dans l'espace.

2. La dorsiventralité se manifeste dans la forme et dans la structure des rameaux. Des différences de dimensions et d'organisation existent souvent entre les branches ou entre les feuilles, nées des diverses faces de ces rameaux.

3. La dorsiventralité peut être profondément modifiée et même renversée par un changement dans les conditions d'éclairement et dans les conditions mécaniques. L'action de la radiation solaire et de la pesanteur en provoque l'apparition dans des rameaux de structure normalement radiaire.

4. La radiation solaire fait apparaître une face de lumière et une face d'ombre. La pesanteur détermine la formation d'une face du haut et d'une face du bas. C'est de la coïncidence de la face de lumière avec la face du haut d'une part, de la face d'ombre avec la face du bas d'autre part, que paraît résulter l'organisation dorsiventrale.

5. La disposition, le nombre et l'importance relative des faisceaux libéroligneux sont sous la dépendance de l'action de ces deux facteurs.

6. La dorsiventralité, observée dans les rameaux d'inflorescence inclinés, semble devoir être considérée comme une organisation radiaire, déformée par l'influence de la

radiation solaire et de la pesanteur. Toutefois, d'autres facteurs peuvent intervenir dans le phénomène, notamment la structure de la tige mère, la compression et l'hérédité.

La partie anatomique de ce travail a été faite dans le laboratoire de Botanique de la Sorbonne. C'est au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau qu'ont été effectuées les cultures et les recherches expérimentales. Que M. Gaston Bonnier, directeur de ces deux laboratoires, me permette de lui exprimer ma reconnaissance pour les encouragements et les renseignements qu'il m'a prodigués. Je remercie également M. Léon Dufour, directeur adjoint du laboratoire de Fontainebleau, dont les bienveillants conseils m'ont été si utiles.

EXPLICATION DES PLANCHES

SIGNES COMMUNS

La flèche L indique la direction moyenne d'incidence des rayons solaires.

La flèche P est dirigée vers le sol et précise l'orientation des rameaux dans l'espace.

La flèche P + *p* a la même signification et indique en outre qu'un poids supplémentaire a été suspendu à l'extrémité du rameau.

Ec, écorce ; *co*, *co.* 1 et *co.* 2, tissu collenchymateux ; *cl.* 1 et *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *c. s.*, canal sécréteur ; *l*, liber ; *bs*, bois ; *a* et *b*, faisceaux libéroligneux.

PLANCHE X

Fig. 1. — *Scrofularia luridifolia :* Aspect extérieur de la plante renversée ; un poids maintient la tige pendante ; *r*, pédicelle renversé supportant un léger poids supplémentaire.

Fig. 2. — *Heracleum Sphondylium :* Aspect extérieur de la plante renversée ; la tige est maintenue pendante à l'aide d'un poids ; O, ombelle renversée ; O′, ombelle latérale redressée.

Fig. 3. — *Heracleum Sphondylium :* Aspect extérieur d'une plante dont une tige latérale supporte un poids ; O, ombelle principale ; O′, ombelle latérale renversée ; O″, ombelle latérale dressée.

Fig. 4. — *Heracleum Sphondylium :* Aspect extérieur (schéma) d'une plante dont l'ombelle terminale est placée dans une caisse noircie intérieurement et ouverte seulement en dessous (la moitié antérieure de la caisse est supposée enlevée) ; C, caisse ; M, miroir plan.

Fig. 5. — *Heracleum Sphondylium :* Ombelle schématisée ; *r*, rameau périphérique supportant un poids.

Fig. 6. — *Heracleum Sphondylium :* Ombelle schématisée ; *r*, rameau périphérique rabattu et supportant un poids ; *r′*, position normale de ce rameau, indiquée en pointillé.

PLANCHE XI

Heracleum Sphondylium : Coupes transversales schématiques dans des rameaux de l'ombelle.

co. 1 et *co.* 2, collenchyme ; *cl.* 1 et *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *c. s.*, canaux sécréteurs ; *a*, faisceaux libéroligneux, situés en face du collenchyme ; *b*, faisceaux libéroligneux, situés en face du tissu chlorophyllien.

Fig. 7. — Rameau périphérique normal de l'ombelle ; A, B, C, côtes collenchymateuses de la face ventrale ; D, E, F, amas collenchymateux.

Fig. 8. — Rameau périphérique de l'ombelle, éclairé par sa face inférieure; A, B, C, côtes collenchymateuses; D, E, F, amas collenchymateux.
Fig. 9. — Rameau périphérique de l'ombelle, éclairé par l'une de ses faces latérales ; A, B, côtes de la face ventrale ; C, côte rejetée vers le bas et dont le collenchyme a changé de nature ; D, E, F, amas collenchymateux.
Fig. 10. — Rameau moyen de l'ombelle, supportant un poids supplémentaire.
Fig. 11. — Rameau périphérique de l'ombelle retourné.
Fig 12. — Rameau périphérique de l'ombelle retourné et supportant un poids supplémentaire ; A, B, C, amas de collenchyme *co.* 2 ; D, E, F, côtes de la face dorsale, formées de collenchyme *co.* 1.

PLANCHE XII

Heracleum Sphondylium : Portions de coupes transversales dans des rameaux périphériques de l'ombelle. — G = 325 d.
Fig. 13. — Rameau normal : Portion de la face ventrale de la figure 7 ; *ep.* 1, épiderme ; *co.* 1, collenchyme ; *cl.* 1, tissu chlorophyllien ; *ec. i.* 1, écorce interne.
Fig. 14. — Rameau normal : Portion de la face dorsale de la figure 7 ; *ep.* 2, épiderme ; *co.* 2, collenchyme ; *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *ec. i.* 2, écorce interne.
Fig. 15. — Rameau supportant un poids supplémentaire : Portion de la face ventrale : *ep.* 1, épiderme ; *co.* 1, collenchyme.
Fig. 16. — Rameau supportant un poids supplémentaire : Portion de la face dorsale ; *ep.* 2, épiderme ; *co.* 2, collenchyme.
Fig. 17. — Rameau supportant un poids supplémentaire : Portion de la face ventrale : *ep.* 1, épiderme ; *cl.* 1, tissu chlorophyllien ; *ec. i.* 1, écorce interne.
Fig. 18. — Rameau supportant un poids supplémentaire : Portion de la face dorsale : *ep.* 2, épiderme ; *cl.* 2, tissu chlorophyllien ; *ec. i.* 2, écorce interne.

PLANCHE XIII

Fig. 19. — *Heracleum Sphondylium :* Portion d'une coupe transversale dans un rameau éclairé unilatéralement (côte C de la figure 9, rejetée vers le bas) : *ep.* 2, épiderme ; *co.* 2, collenchyme. — G = 325 d.
Fig. 20. — *Heracleum Sphondylium :* Portion d'une coupe transversale dans un rameau retourné et supportant un poids supplémentaire (face ventrale de la figure 12) ; *ep.* 2, épiderme ; *cl.* 2, tissu chlorophyllien. — G = 325 d.
Fig. 21. — *Ruta graveolens :* Portion d'une coupe transversale d'un pédicelle (face supérieure) ; *ep.* 1, épiderme ; *ex.* exoderme ; *cl.* 1, tissu chlorophyllien palissadique. — G = 275 d.
Fig. 22. — *Ruta graveolens :* Portion du rameau précédent (face inférieure) ; *ep.* 2, épiderme ; *ex*, exoderme ; *cl.* 2, tissu chlorophyllien. — G = 275 d.
Fig. 23. — *Heracleum Sphondylium :* Rameau périphérique incliné d'une ombellule (coupe transversale schématique).
Fig. 24. — *Heracleum Sphondylium :* Rameau périphérique très incliné d'une ombellule extérieure (coupe transversale schématique).
Fig. 25. — *Daucus Carota :* Rameau périphérique d'une ombellule extérieure supportant un poids supplémentaire ; *cl*, tissu chlorophyllien.

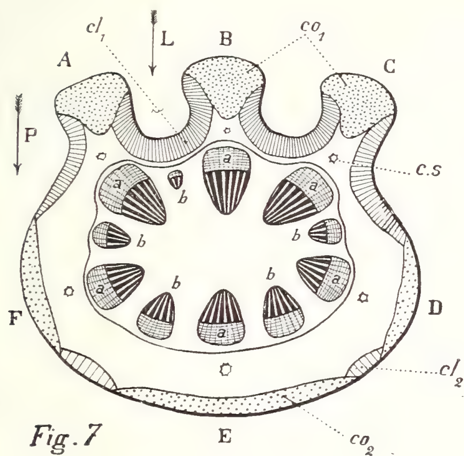


Fig. 7

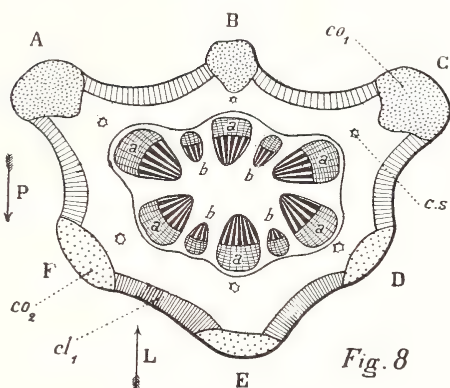


Fig. 8

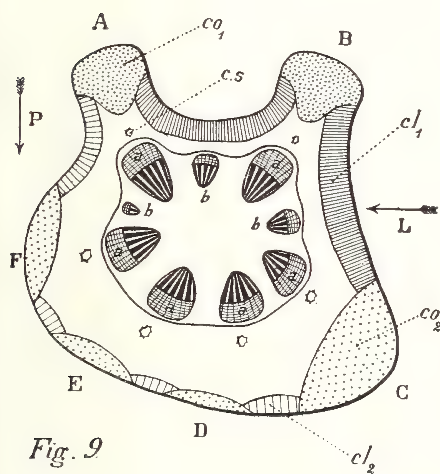


Fig. 9

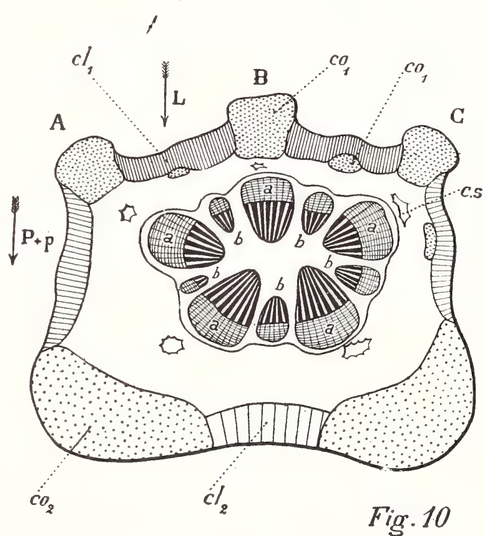


Fig. 10

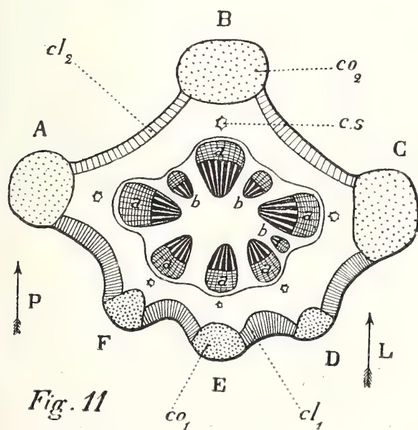


Fig. 11

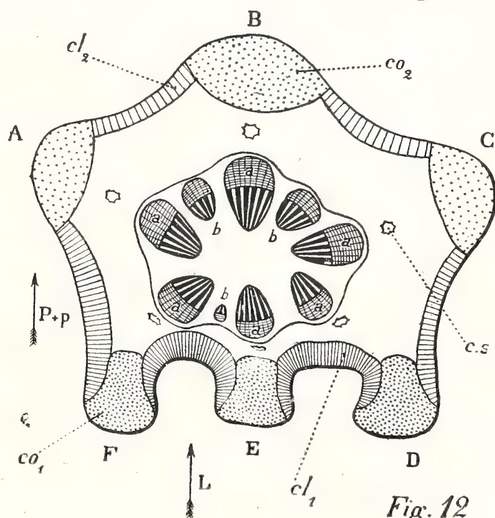
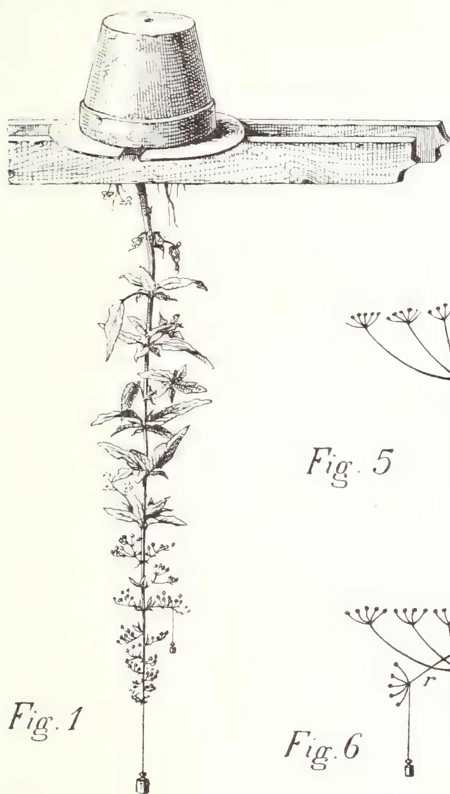


Fig. 12


Fig. 1

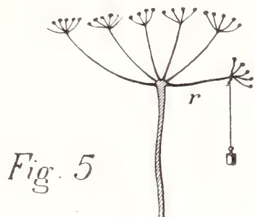


Fig. 5

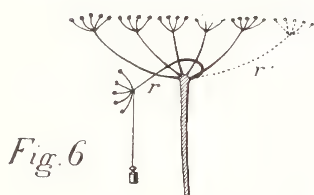


Fig. 6

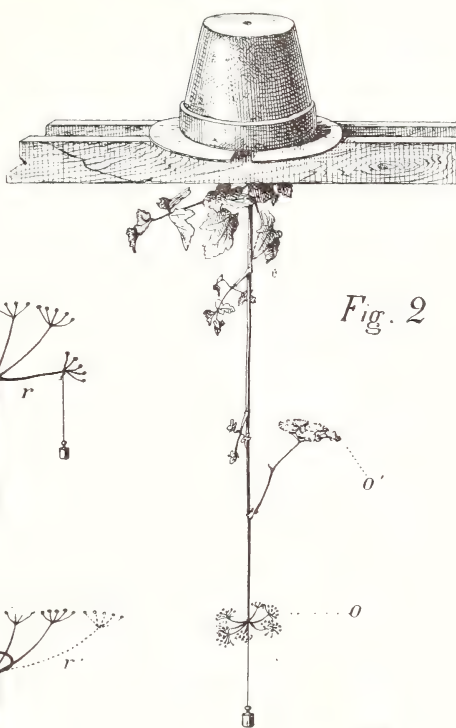


Fig. 2



Fig. 3

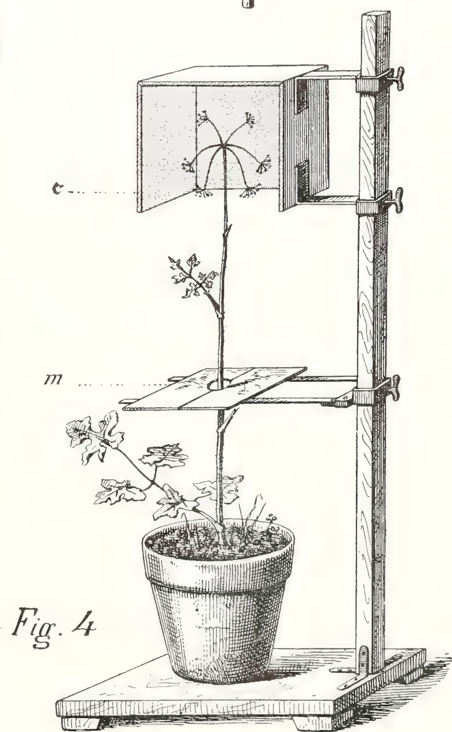


Fig. 4

Ricôme del. Poinsot Sc.

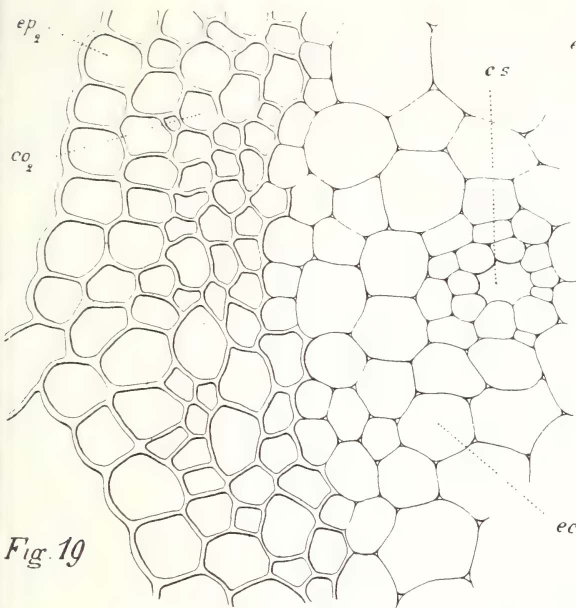


Fig. 19

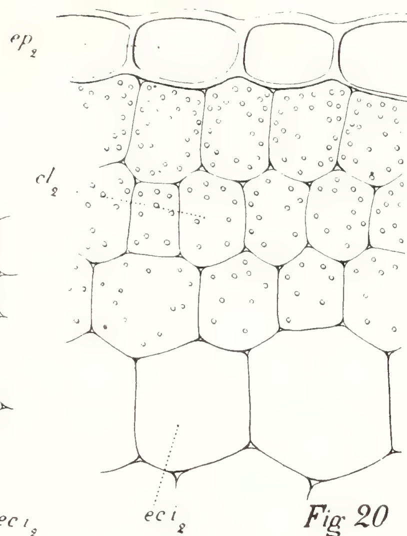


Fig. 20

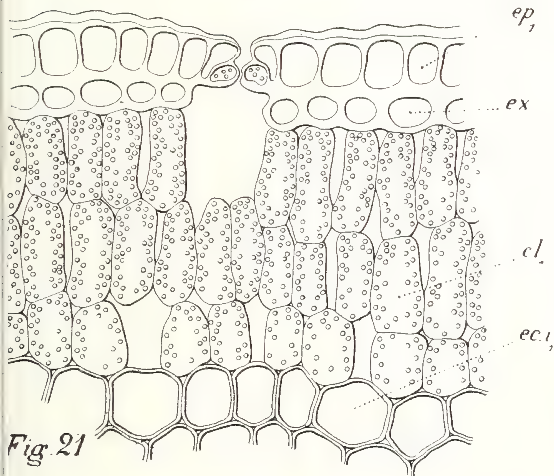


Fig. 21

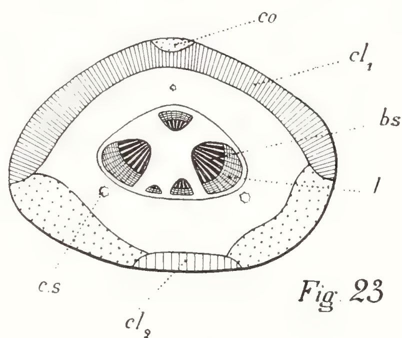


Fig. 23

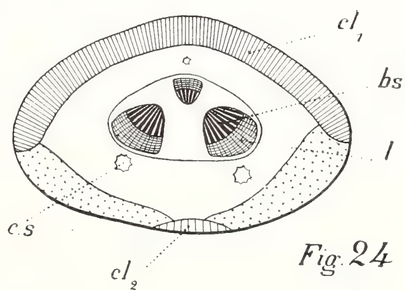


Fig. 24

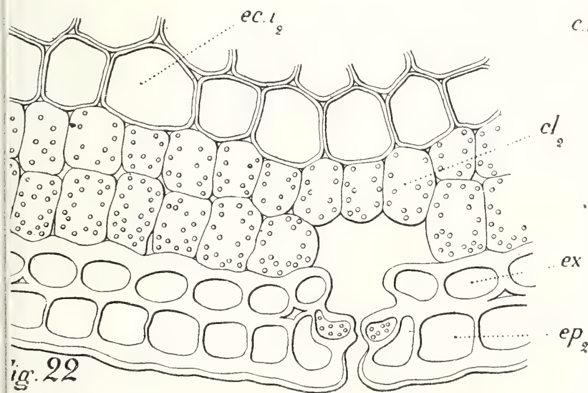


Fig. 22

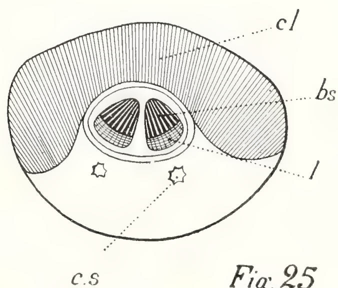


Fig. 25

Ricôme del. Poinsot Sc.

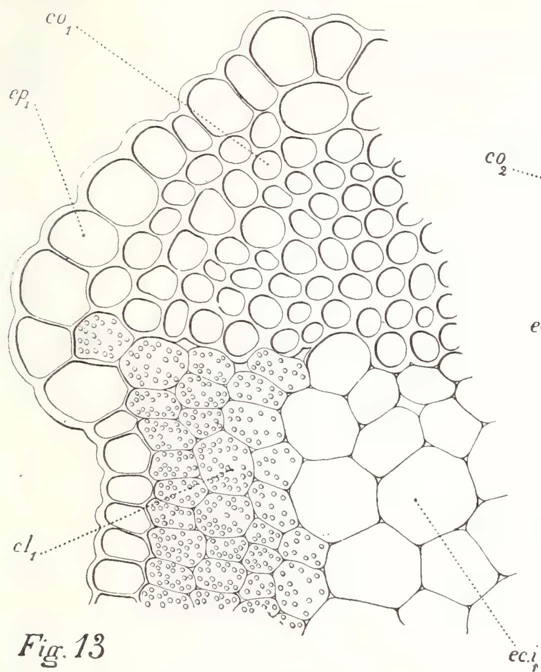


Fig. 13

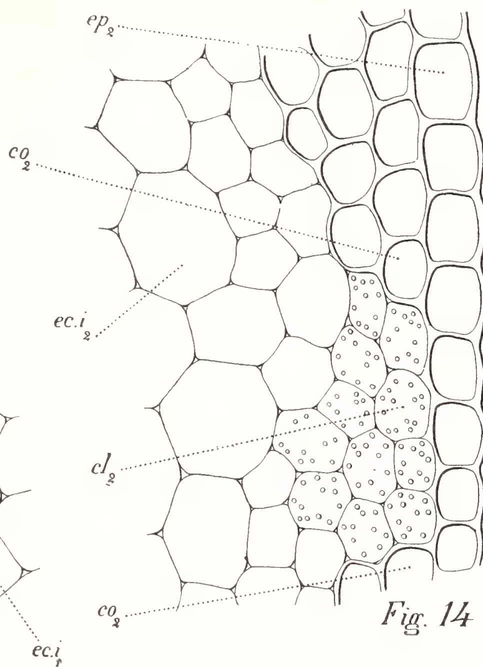


Fig. 14

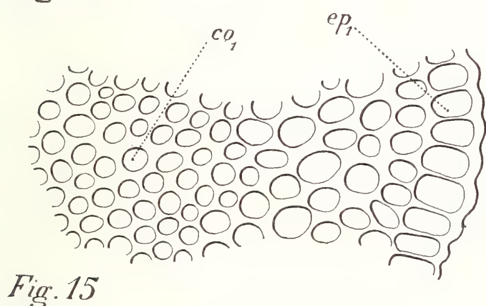


Fig. 15

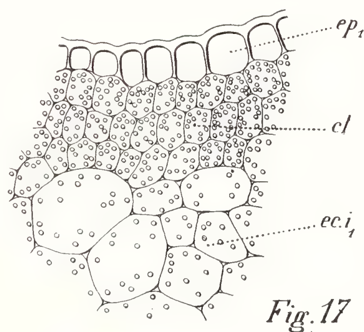


Fig. 17

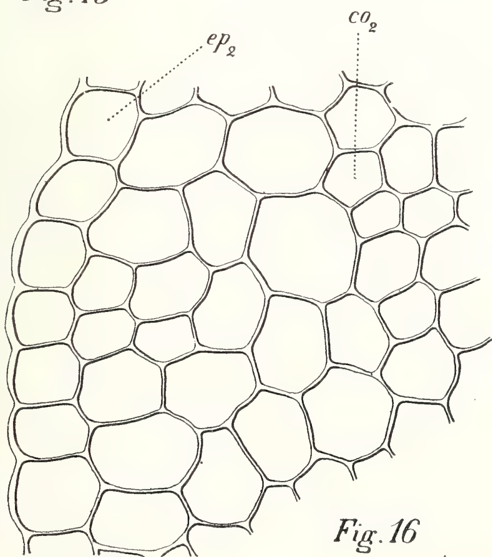


Fig. 16

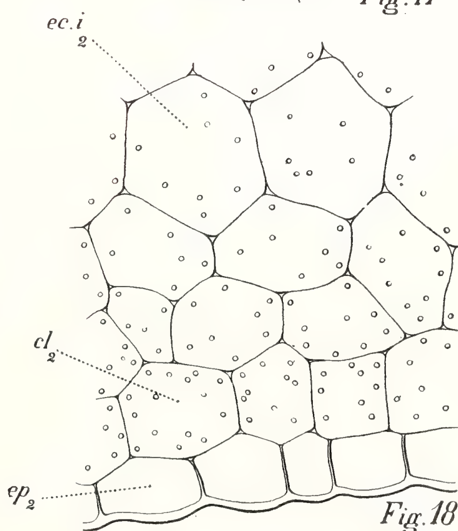


Fig. 18

Ricôme del. Poinsot Sc.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

LUTZ (L.). — Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique 1
PERROT (E.). — Anatomie comparée des Gentianacées.............. 105
RICÔME (H.). — Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux.. 293

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique, par M. L. Lutz........................ 1
Anatomie comparée des Gentianacées, par M. E. Perrot............ 105
Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux, par M. H. Ricôme.. 293

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à IX. — Structure des Gentianacées.
Planches X à XIII. — Structure des rameaux floraux.
Figures dans le texte 1 à 29. — Structure des Gentianacées.
Figures dans le texte A à N. — Structure des rameaux floraux.

Corbeil. — Imprimerie Ed. Crété.

ERRATA

Page 9,	ligne 21	*au lieu de*	Biphosphate d'ammoniaque,	*lire*	Biphosphate de potasse
— 14,	— 9	—	12,5	*lire*	12,15
— 33, 2[e]	— en remontant	—	0^{mgr},067	—	0^{mgr},065
— 47,	— 20	—	1^{mgr},093	—	1^{mgr},096
— 49,	— 4	—	0^{mgr},05	—	0^{mgr},07
— —	— 24	—	0^{mgr},102	—	0^{mgr},104
— 50,	— 17	—	0^{mgr},512	—	0^{mgr},515
— 68,	— 28	—	1^{mgr},478	—	1^{mgr},48
— 69,	— 21	—	0^{mgr},512	—	0^{mgr},515
— 71,	— 28	—	5^{mgr},11	—	5^{mgr},31
— 72,	— 9	—	4^{mgr},42	—	4^{mgr},52

